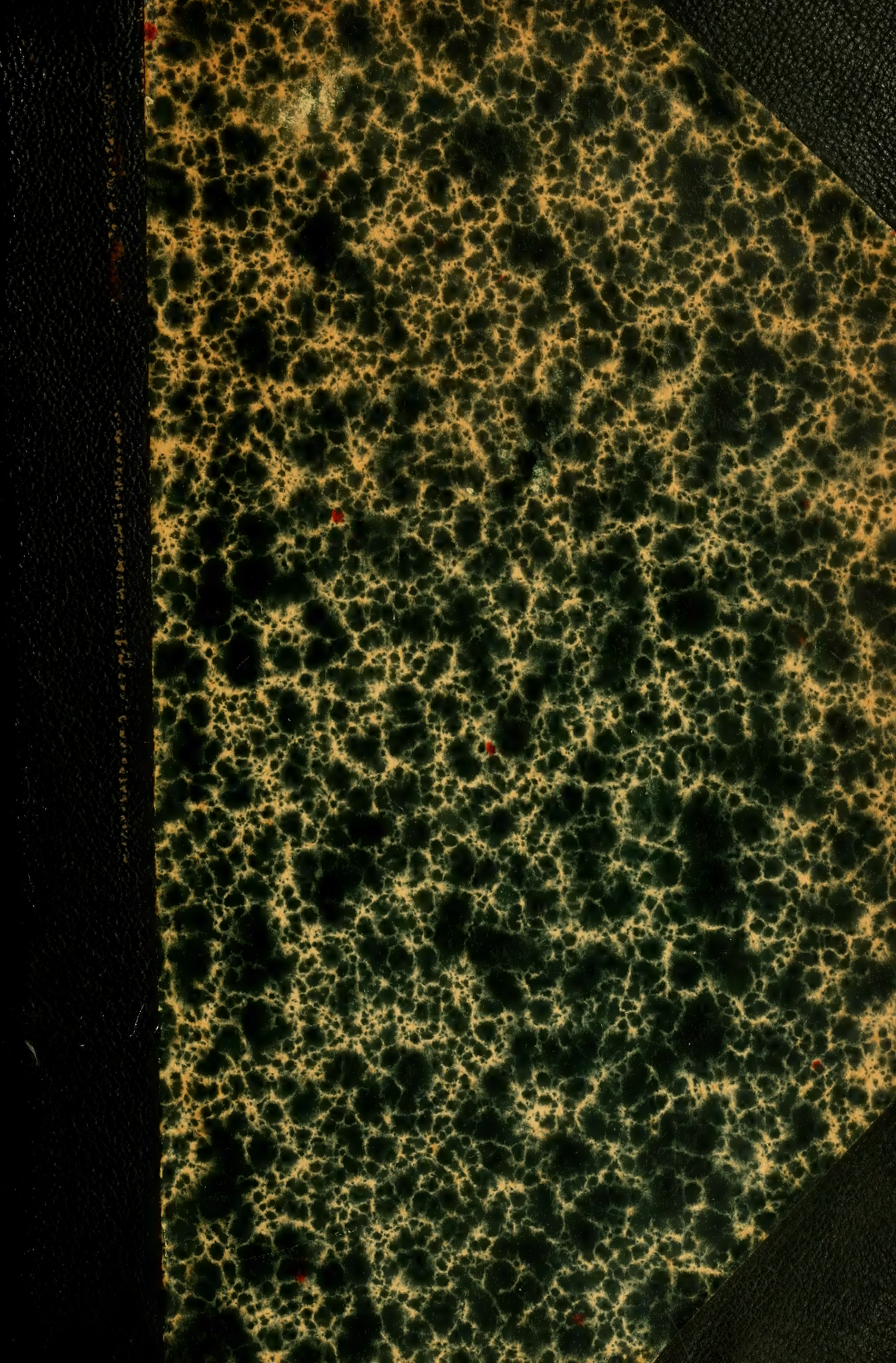
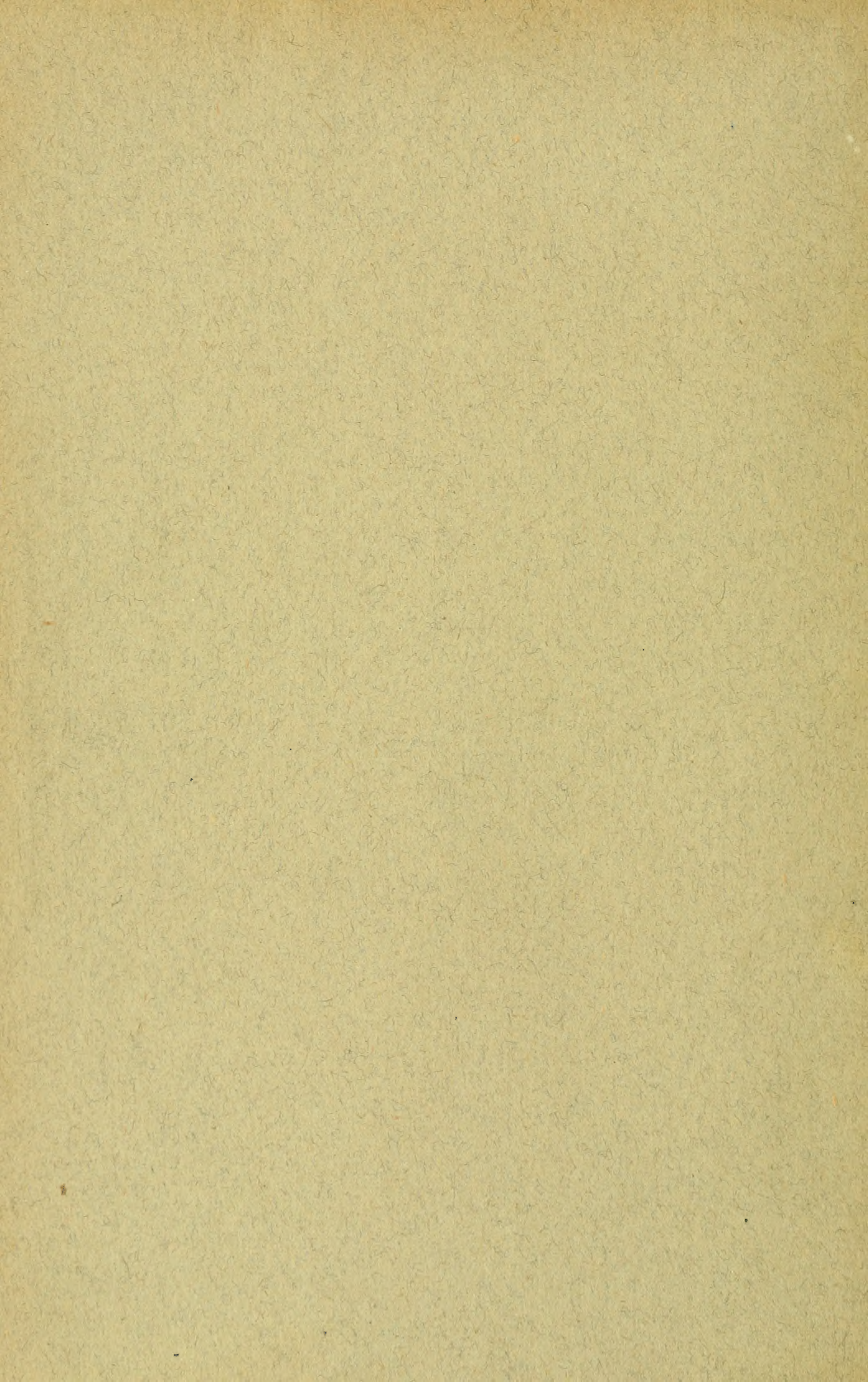
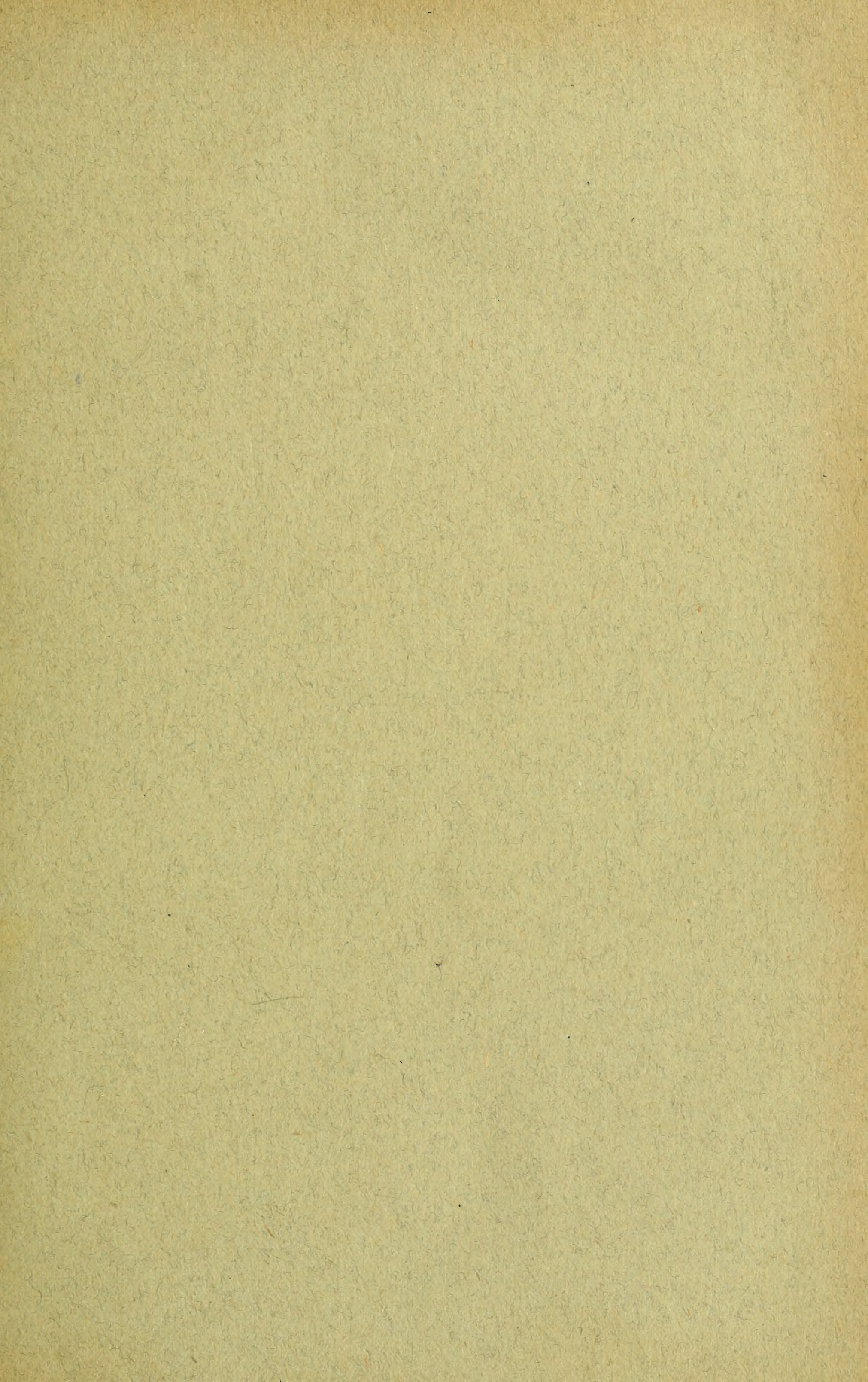
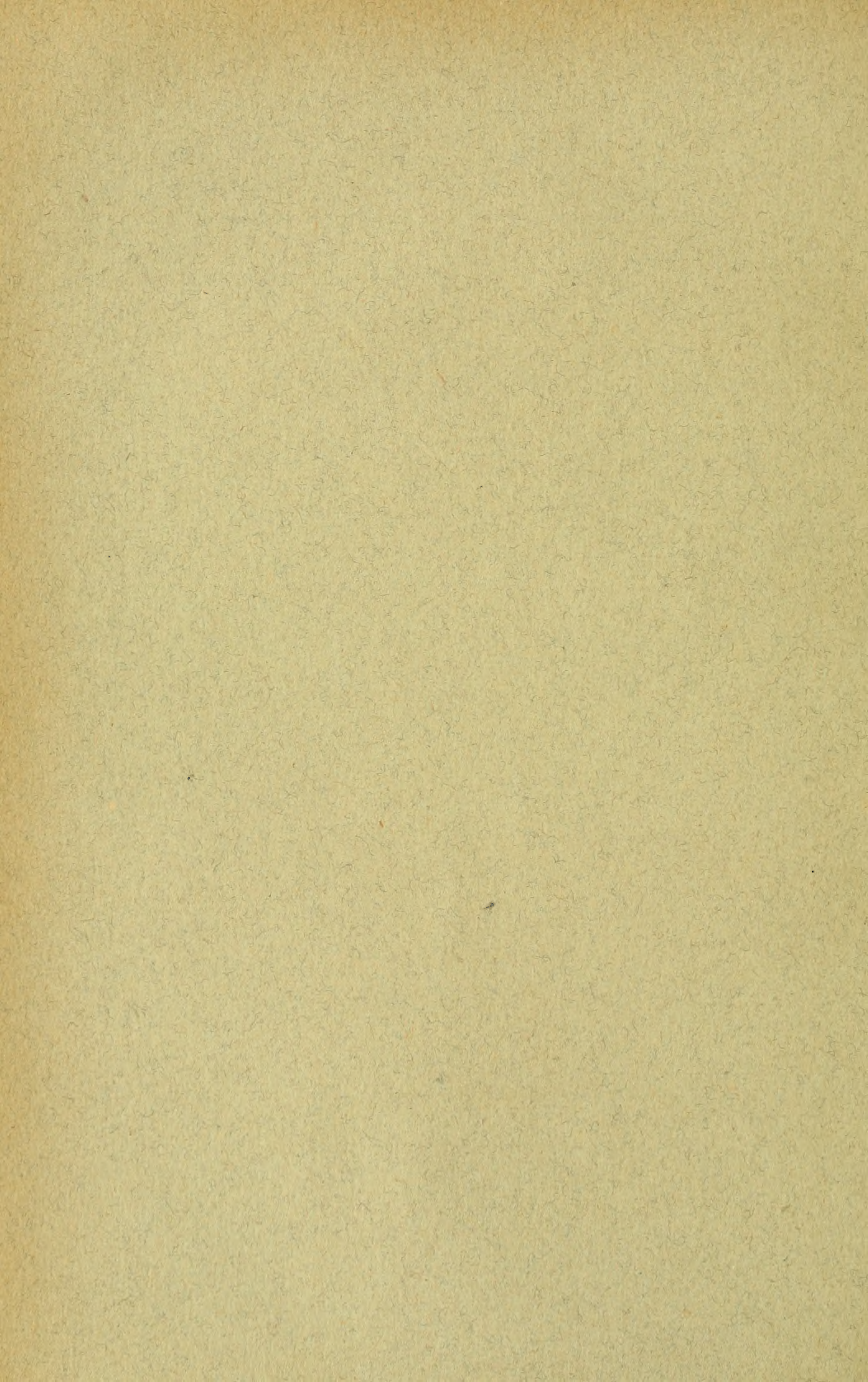








ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

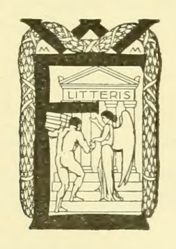
HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTNEUNZEHNTER BAND

MIT 278 FIGUREN IM TEXT UND 7 TAFELN



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1922

Inhalt des hundertneunzehnten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 15. November 1921 Seite

Zweites Heft

Ausgegeben den 4. April 1922

Drittes Heft

Ausgegeben den 13. Juni 1922

Viertes Heft

Ausgegeben den 19. September 1922

Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Tracheaten.

I. Die antennalen Sinnesorgane der Myriapoden.

Von

Heinrich Fuhrmann †.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit 13 Figuren im Text und Tafel I—III.

I. Einleitung.

Obwohl bisher schon eine große Anzahl Arbeiten über die Hautsinnesorgane der Tracheaten erschien, wurde doch hinsichtlich der Funktion dieser Organe noch keine Einigung erzielt. Ich erinnere nur an die Membrankanäle, Champagnerpfropforgane und Flaschenorgane der Hymenopteren. Die Anregung zu dieser Arbeit ging von meinem hochverehrten Lehrer, Herr Prof. Dr. Bütschli, aus, dem ich schon an dieser Stelle für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte. Ich begann meine Untersuchungen bei den Hymenopteren, mußte aber infolge Mangels an frischem Material diese einstweilen zurückstellen und setzte sie deshalb bei Myriapoden fort, da diese zu jeder Jahreszeit lebendig zu beschaffen sind. Die Annahme, daß diese Tierklasse relativ einfache Verhältnisse darbieten würde, stellte sich bald als irrig heraus.

II. Die wichtigste Literatur.

Die Literatur über Hautsinnesorgane der Tracheaten ist sehr reichhaltig und kann schon deshalb hier nicht eingehend besprochen werden, obwohl es sehr verlockend wäre, die Befunde bei den übrigen Tracheaten mit denen bei Myriapoden zu vergleichen. Eine kritische Übersicht über die einschlägige Literatur bis zum Jahre 1883 gab Kraepelin (1883). Zusammenfassende Darstellungen boten weiterhin Nagel (1894), dessen Arbeit auch ein ausführliches Literaturverzeichnis über alle Untersuchungen, die sich auf Riech- und Schmeckorgane erstrecken, enthält, sowie Hochreuther (1912).

Im Folgenden teile ich eine kurze Inhaltsangabe derjenigen Arbeiten mit, die sich besonders mit den Myriapoden beschäftigen. Auf Einzelheiten werde ich im Texte zurückkommen. Es sind nur wenige Arbeiten, die sich in größerem Umfange mit deren Hautsinnesorganen befassen; viele Einzelheiten, besonders die äußere Morphologie betreffend, finden sich gelegentlich in den zahlreichen Arbeiten K. W. VERHOEFFS.

Der erste, der sich mit den Sinnesorganen der Myriapoden eingehend beschäftigte, war LEYDIG (1860). Er beschrieb bei *Lithobius* an den Fühlern Gruben, die er für Sinnesorgane hielt, an der Spitze des Fühlerendgliedes einige zugespitzte Cylinder und auf jedem Fühlergliede einen schwach gekrümmten, stumpf endigenden Zapfen. Bei *Scolopendra electrica* und *Sc. morsitans* fand er am Endglied zwischen den Borsten ebenfalls helle, stumpfe Cylinder, an den mehr proximalen Gliedern wurden diese sehr kurz und bildeten kleine, aus Gruben hervorragende Zapfen. Bei *Julus, Glomeris* und *Polydesmus* beschrieb er die vier Kegel auf dem Endglied, die durchbohrt seien, und aus welchen kleine Endköpfchen hervorragten.

SAZEPIN (1883) schilderte, nachdem BÜTSCHLI (1883) vorher eine kurze Übersicht über dessen Resultate veröffentlicht hatte [eine eingehendere Besprechung von BÜTSCHLIS Arbeit findet sich bei VOM RATH (1886)], sowohl bei Chilopoden als bei Diplopoden Art, Zahl und Größe einiger Sinnesorgane, zum Teil abweichend von LEYDIG. Als neues Gebilde fand er bei *Polydesmus* das sog. »fingerförmige Organ«, über dessen Funktion er sich jedoch nicht ausspricht; ebensowenig über jene der Zapfen, während er den Endkegeln der Diplopoden Geruchsfunktion zuschrieb. Weiterhin beschrieb er den histologischen Bau der Endkegel: Unter jedem Kegel liege ein Ganglion, zu dem ein Nervenast trete. Jedes Ganglion bestehe aus zwei Zellgruppen, einer vorderen aus kleinen Zellen und einer hinteren aus großen schlauchförmigen. Die Nervenfasern träten mit den hintern Zellen in Verbindung und deren Fortsätze verbänden sich wieder mit den vorderen, kleinen Zellen, deren Ausläufer den eigentlichen Kegel durchzögen und an ihrem Ende die »Geruchskolben« bildeten, als homogene Anschwellungen der Endfasern, die sich durch stärkere Färbbarkeit auszeichneten. SAZEPIN vergleicht nun diesen Befund mit den Geruchsorganen von *Vespa crabro*, zu Unrecht, wie VOM RATH nachwies. — Zum fingerförmigen Organ sah er einen Nerven treten, dessen Ursprungsstelle sich nicht ermitteln ließ. In der das Organ bildenden Chitinausstülpung beschrieb er spindelförmige Zellen, deren Enden in Fasern auslaufen, welche jedoch die Cuticula nicht erreichten, sondern dicht unter ihr endigten. Die Basalregion unterhalb jener spindelförmigen Zellen sei reich an Pigment.

Bezüglich der Innervation der Endkegel stellt sich VOM RATH (1886) auf einen gegensätzlichen Standpunkt. Er hält die proximalen Zellen des Ganglions für fettkörper-ähnliche Zellen. Ich werde später auf diesen Punkt ausführlich zurückkommen, ebenso auf einige andere histologische Einzelheiten, da meine Beobachtungen von denen VOM RATHS mehrfach abweichen.

In einer früheren Arbeit (1886 Diss.) hatte VOM RATH in großen Zügen die Art und Anordnung der Sinnesorgane bei den bekannteren Familien der Diplopoden beschrieben.

Eine Arbeit von BOURNE ist insofern bemerkenswert, als er über die proximalen Zellen des Ganglions zu einer dritten Ansicht gelangte; das heißt: er fand nicht zwei Zellgruppen unter jedem Kegel, sondern nur eine einzige, die distale. Er beschrieb die Verhältnisse folgendermaßen: »Each bundle of nervefibres, as it

passes into a spindleshaped body, breaks up in a number of branching and anastomosing nerve-fibrils, forming a neurospongium. From the neurospongium proceeds a bundle of nerve-fibres which are beset in their course with a number of ganglion-cells«. Es ist kein Zweifel, daß das »Neurospongium« mit der proximalen Zellgruppe der andern Autoren identisch ist. Daß BOURNE keine Kerne gesehen hat, liegt zum Teil sicher an schlechter Fixierung. Auch ist die Präparationsart, die er angibt, nicht gerade dazu angetan, klare Bilder zu liefern.

Die Arbeit von DUBOSQ (1897) ist mehr allgemeiner Natur und auch a. a. O. besprochen worden. Nach seinen, mit der GOLGIschen Methode und mit Methylenblau gefärbten Präparaten, beschrieb er die Endigungsweise der sensiblen Nerven in den Borsten bei *Scutigera* und *Lithobius*, jedoch nicht an den Antennen, weshalb seine Resultate nur mit Vorbehalt mit denen dieser Arbeit verglichen werden können.

Auf die rein physiologische Untersuchung von HENNINGS (1904) und auf die Arbeiten VERHOEFFS, die nur die äußere Morphologie behandeln, werde ich später zurückkommen.

III. Material und Methoden.

Von Diplopoden untersuchte ich Vertreter fast jeder Familie, ausgenommen die *Lysiopetaloidea* und die Familien, die ausschließlich in den Tropen vorkommen; von Chilopoden *Lithobius forficatus L.*, *Scutigera coleoptrata L.*, *Scolopendra morsitans L.* und verschiedne Arten von *Geophilus.*

Große Schwierigkeiten bereitet die geeignete Fixierung. Sublimatgemische gaben keinen rechten Erfolg. Ganz unbrauchbar erwies sich das bekannte Gemisch von HENNINGS (siehe LEE u. MAYER 6. Aufl.). Die besten Resultate hatte ich mit Alkohol-Eisessig und Pikrinessigsäure. Für Schnitte durch die ganze Antenne wurde letztere mit einer spitzen Nadel samt einem Stück der Kopfkapsel abgelöst. Ganze Antennen lassen sich jedoch schwer in voller Ausdehnung gleich gut fixieren. Um die feineren Verhältnisse zu studieren, ist es deshalb vorteilhaft, nur wenige Glieder abzuschneiden und zu fixieren.

Die Einbettung geschah ausschließlich in Celloidin-Paraffin auf folgende Weise: Die gut entwässerten Objekte kamen zunächst auf $^1/_2$ bis 1 Stunde in ein Gemisch von gleichen Teilen Alkohol abs. und Äther, dann einen Tag in 2%ige und 2 Tage in 5%ige Celloidinlösung. Das Objekt kam dann mit der 5%igen Lösung in ein Uhrschälchen; darüber wurde eine Glasglocke gestülpt, unter die noch ein mit Chloroform getränkter Wattebausch gebracht wurde. Nach etwa einer halben Stunde ist die Celloidin-Lösung zu einer gallertigen Masse erstarrt, ohne daß ihr Volumen merkbar abgenommen hätte. Das Objekt kann nun mit scharfem Messer in Blockform herausgeschnitten werden, kommt dann in reines Chloroform, bis es untergesunken ist und wird hierauf nach den üblichen Methoden in Paraffin eingebettet. Auf diese Weise kann man Schrumpfungen sicher vermeiden; auch ist die Schneidbarkeit eine bessere. Bei Objekten mit sehr dicker Cuticula mußte letztere vor dem Einbetten erweicht werden. Sehr gute Erfahrungen machte ich in dieser Hinsicht nur mit Salpetersäure, während alle anderen Mittel versagten. Da in der Literatur wenig über diese Methode angegeben ist, und da manche Autoren, z. B. neuerdings K. F. KÜHNLE[1] mit Salpetersäure schlechte Erfahrungen

[1] K. E. KÜHNLE: Vergl. Untersuchungen usw. über das Gehirn des gemeinen Ohrwurms. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 50.

machten, will ich die von mir angewandte Methode, die ich einer mündlichen Mitteilung des Herrn Prof. C. HERBST verdanke, eingehend beschreiben. Die fixierten und vollständig entwässerten Objekte kamen zunächst in eine Mischung von zehn Teilen Alkohol abs. mit einem Teil einer 10%igen Lösung 90%iger Salpetersäure in Alkohol abs. Allmählich wurden sie in die unverdünnte 10%ige Lösung übergeführt. Das Wesentliche ist, daß die Erweichungsflüssigkeit so wenig wie möglich Wasser enthält. Der große Wassergehalt der konzentrierten Salpetersäure des Handels mag der Grund dafür sein, daß die mit ihr erzielten Resultate nicht recht befriedigten. Die Objekte können, ohne Schaden zu nehmen, bis zu sechs Wochen in der konzentrierten Lösung bleiben. Von derartig vorbehandelten Objekten ließen sich lückenlose Serien von 5 μ Dicke, häufig sogar weniger, schneiden. Eine Veränderung der Gewebe hinsichtlich Färbbarkeit, Maceration oder Schrumpfung konnte ich nie beobachten.

Zur Färbung benutzte ich Eisenhämatoxylin, teils nach HEIDENHAIN, teils nach WEIGERT. Nachfärbung mit Erythrosin, Säurefuchsin oder BLOCHMANN. Als sehr brauchbar erwies sich die MALLORYsche Färbung, die bei gleichartiger Vorbehandlung immer einheitliche Bilder lieferte. Versuche mit vitaler Methylenblaufärbung, mit Imprägnation nach GOLGI, APÁTHY und BIELSCHOWSKI verliefen resultatlos.

IV. Chilopoden.

Es ist angebracht, eine kurze Erklärung über die Bezeichnungen für die einzelnen Sinnesorgane vorauszuschicken. So zahlreich die Untersuchungen auf diesem Gebiete auch sind, so bestehen doch keine allgemein gültige und scharfe Benennungen. Einerseits sprach man z. B. von Riechzapfen, Riechhaaren, Riechstäbchen, verband also einen physiologischen mit einem morphologischen Begriff, ohne daß vorher bewiesen war, daß diese Organe auch wirklich dem Riechen dienten; anderseits wurde z. B. von SCHENK (1903) für die Insekten versucht, rein morphologische Begriffe einzuführen, z. B. *Sensilla trichodea, chaetica, conica, coeloconica, basiconica, ampullacea.* Auch sie haben den Nachteil, daß ganz heterogene Organe unter derselben Bezeichnung zusammengestellt werden können; sodann ist eine Unterscheidung zwischen *Sensilla chaetica* und *Sensilla trichodea* kaum in jedem Falle zu treffen, was auch HOCHREUTHER (1912) empfand, der aber trotzdem diese Bezeichnungen beibehielt. Ich konnte mich zur Annahme keiner der beiden Bezeichnungsweisen entscheiden und benenne die hier in Frage kommenden Organe in folgender Weise:

Borsten nenne ich alle Gebilde von Haar- bis Borstenform, solide oder solche mit Hohlraum, wenn der Durchmesser des letzteren nicht größer ist als die Wanddicke; mit Zapfen dagegen alle solchen Gebilde, die eine überall gleichdünne, 0,002 mm nicht übertreffende Wand besitzen, und deren Lumen die Wanddicke um das Mehrfache

übertrifft. Es ergeben sich so zwei Gruppen von Organen, die funktionell sicher nichts gemein haben, und unter welche sich die meisten Organe zwanglos einordnen lassen. Daß es Übergänge zwischen beiden Gruppen gibt, ändert an der Berechtigung dieser Einteilung nichts.

Die kegelförmigen Sinnesorgane am Ende der Diplopodenfühler würden nach dieser Definition zwar Zapfen zu nennen sein, ich gebrauche jedoch trotzdem die Bezeichnung »Kegel«, da sie in vielen andern Beziehungen von den Zapfen abweichen.

Die Bezeichnung »Haare« habe ich für Sinnesorgane vollständig vermieden und verwende sie nur für kutikulare Anhangsgebilde, die zwar Haarform aber keine Sinnesfunktion besitzen.

Einen Unterschied der Geschlechter in bezug auf Zahl, Größe oder Anordnung der Sinnesorgane konnte ich bei Myriapoden nicht beobachten.

Die Antennen der Chilopoden haben im Allgemeinen wenig Gemeinsames; Scutigera steht ganz abseits, die Lithobiiden, Geophiliden und Scolopendriden stehen einander näher. Ich werde deshalb die einzelnen Familien gesondert betrachten. Aus jeder Familie untersuchte ich nur einen Vertreter, da innerhalb der Familien ziemliche Übereinstimmung herrscht.

1. Lithobius forficatus L.

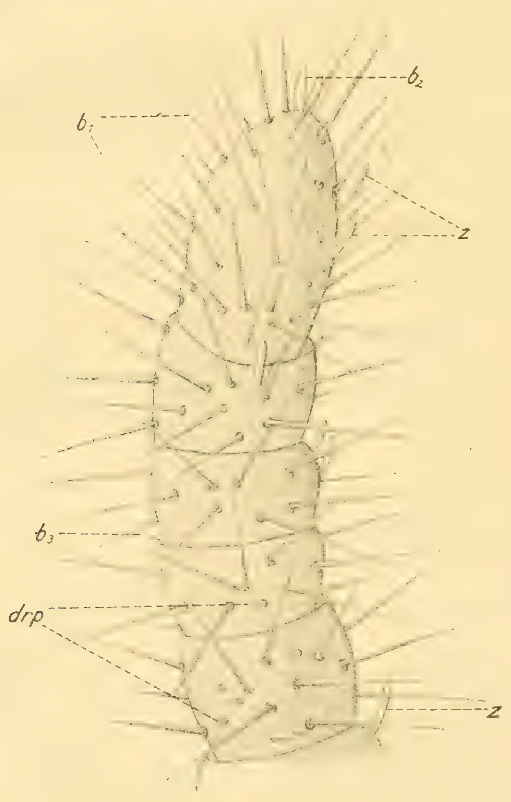
(Textfig. 1, Tafel I, Fig. 1, 2, 3, 4.)

Die Gliederzahl der Antenne schwankt zwischen 39 und 49; oft ist nicht einmal die Zahl der Fühlerglieder bei demselben Tier an beiden Antennen gleich. Die ganze Antenne ist durchschnittlich 10—12 mm lang. Die Glieder nehmen an Größe distalwärts regelmäßig ab; das Endglied ist jedoch doppelt so lang als das vorhergehende. Jedes Glied ist, mit Ausnahme des basalen, in das vorhergehende rückziehbaren Teils, dicht mit Borsten (b_1 u. b_2, Textfig. 1) besetzt, deren Länge, entsprechend der Größe des Glieds, auf dem sie stehen, variiert. An der Fühlerbasis sind sie durchschnittlich 0,22 mm, an der Spitze 0,09 mm lang. Sie stehen nach verschiedenen Richtungen von der Antenne ab, doch treten im Allgemeinen drei Hauptrichtungen besonders hervor (am deutlichsten an den mittleren Gliedern). Die Borsten sind in Kreisen um den Umfang der Glieder angeordnet, wenn auch zuweilen eine einzelne Borste unregelmäßig steht. Meist sind auf jedem Gliede drei Kreise zu unterscheiden; die Borsten des distalen Kreises sind gegen das Antennenende hin gerichtet, die des mittleren Kreises stehen

senkrecht zur Oberfläche und die des proximalen richten sich nach der Antennenbasis, so daß die distalen Borsten eines Gliedes die proximalen des distal folgenden Gliedes überkreuzen.

Kleinere, blasse Borsten (b_2) finden sich regelmäßig an der Spitze des Endgliedes.

Auf dem basalen Drittel jedes Glieds finden sich in geringer Zahl ganz kleine 0,002 bis 0,01 mm lange Borsten, in Gruppen von zwei bis vier (b_3).



Textfig. 1.

Zapfenartige Gebilde sind über die ganze Antenne verteilt. Auf dem Endglied stehen sechs bis acht, unregelmäßig angeordnet, auf den übrigen Gliedern nur je eines, ausnahmsweise zwei; mitunter fehlen sie auch einem Glied vollständig. Die Angaben von Leydig (1860), Sazepin (1883) und Hennings (1904), daß auf den acht basalen Gliedern keine Borsten ständen, kann ich nicht bestätigen; ich fand, mit Ausnahme des Grundglieds, auf jedem dieser Glieder typische Zapfen, wenn auch nicht in jedem Falle. Die Größe der Zapfen ist unabhängig von der Größe der Glieder; sie sind im Durchschnitt 0,025—0,03 mm lang. An einer Antenne beträgt ihre Zahl insgesamt etwa 50.

Bei Betrachtung der Antenne mit stärkerer Vergrößerung findet man auf fast jedem Gliede eine größere oder geringere Anzahl von Gruben (*drp*), die von einem Chitinwall umgeben sind, und auf deren Grunde ein helleres Körperchen sich findet. Auf den ersten Anblick könnte man sie mit Leydig (1860) für Sinnesorgane halten; die genauere

Untersuchung auf Schnitten ergibt jedoch, daß es sich um Drüsenporen handelt.

Wie bei allen Chilopoden ist — im Gegensatz zu den Diplopoden — die kutikulare Oberfläche der Antenne in unregelmäßige hexagonale Felder eingeteilt, deren jedes einer darunterliegenden Epidermiszelle entspricht, wie man besonders auf Tangentialschnitten feststellen kann. An dieser Felderung nimmt jedoch, wenigstens bei Tieren mit ausgebildeter Cuticula (auf die Verhältnisse bei frisch oder erst kurz gehäuteten Tieren werde ich nachher zurückkommen), nur die äußerste, dünne Cuticulaschicht, das Grenzhäutchen, teil (Taf. I, Fig. 2), während die beiden übrigen Schichten der Cuticula, Außenlage (*au.l.*) und Innenlage (*i.l.*), fein geschichtet sind, und keine den Zellen entsprechende Differenzierungen erkennen lassen.

Die Borsten, Zapfen und Gruben weisen insofern eine Beziehung zu den cuticularen Feldern auf, als sie stets innerhalb eines deutlich abgegrenzten Feldes stehen (vgl. Textfig. 3 von *Geophilus*). Ein solches Feldchen ist meist ebenso groß als die übrigen, nur an der Basis der ganz großen Borsten kann es doppelt so groß als gewöhnlich werden. Diese Verhältnisse erlauben den Schluß, daß wenigstens die außerhalb der Cuticula gelegenen Teile der betreffenden Anhangsgebilde nur von einer Zelle gebildet werden können.

Der Nerv tritt als einfacher Stamm in die Antenne ein. In jedem Glied gibt er Äste ab. An den mittleren Gliedern läßt sich sein Verhalten am Besten studieren. Auf Querschnitten durch ein solches Glied (Taf. I, Fig. 2) fällt zunächst eine gewisse Symmetrie auf. Diese wird bedingt durch vier, in zwei aufeinander senkrechten Durchmessern liegende Muskelbündel (*mu*), die ein eigentümliches Verhalten zeigen. Die große Beweglichkeit der *Lithobius*-Antenne ist bekannt. Sie wird dadurch ermöglicht, daß die vier Längsmuskelbündel am Basalteil jedes Gliedes inserieren und zwar nur die der Cuticula zunächst liegenden Fasern eines jeden Bündels; die weiter medial liegenden überspringen dagegen ein oder zwei Glieder. An der Insertionsstelle zeigt die Cuticula eine Veränderung ihres färberischen Verhaltens, was wohl den hier umgewandelten Epidermiszellen zuzuschreiben ist. Durch isolierte Kontraktion der Muskeln eines oder zweier Quadranten, in wenigen oder in allen Gliedern, kann die Antenne Bewegungen nach jeder Richtung ausführen und sich sogar vollkommen einkrümmen, wie dies z. B. bei ihrem »Putzen« nötig ist, wobei das Tier die Fühler von der Basis zur Spitze zwischen seinen beiden Mandibeln hindurchzieht.

Der Hauptnervenstamm (*Ne* Fig. 2, Taf. I) läuft nun in seiner

ganzen Länge mit dem medialen (bei nach vorn gerichteter Antenne) Muskelbündel zusammen, ebenso der Haupttracheenast (*tr*) und eine Arterie (*art*). Diese Organe sind zusammen von einer gemeinsamen Scheide (*ne.sch*) umgeben, die mit der eigentlichen Nervenscheide (*Neurilemm*), wie auch durch Vermittlung der Seitenäste des Hauptnerven mit der Basalmembran der Epidermis in Verbindung steht (siehe Figg. 1 u. 2, Taf. I).

Die Seitenäste des Hauptnerven (Fig. 1 u. 2 *ne*), die sich mit den Sinnesorganen verbinden, entspringen von ihm meist schon an der Basis des vorhergehenden Gliedes oder noch früher. In jedes Glied gehen vier solcher Seitenäste, die sich zunächst an die vier Muskelbündel anlegen, wohl auch an sie Äste abgeben, dann aber zur Epidermis treten.

Der Bau der Epidermis bedarf zunächst einiger Erläuterung, bevor der weitere Verlauf der Nervenäste besprochen werden kann. Die gewöhnlichen Epidermiszellen (Taf. I, Fig. 3 *ep.ze*) sind flach, mit abgeplatteten chromatinreichen Kernen. Auf Quer- wie Längsschnitten sind die Grenzen der Zellen nicht scharf zu erkennen. Unter dieser Zellage liegt eine Reihe großer Drüsenzellen (*drze* Fig. 3). Ihre Form ist nahezu kubisch. wenn man von den Fortsätzen absieht, die zu den Ausführgängen ziehen. Die Kerne sind kugelig (etwa 0,007 mm im Durchmesser) und mit feinkörnigem Chromatin dicht erfüllt. Das Plasma zeigt verschiedenes Aussehen, je nachdem bei der Fixierung die Zelle in Tätigkeit oder entleert war. An entleerten Zellen ($dr.ze_1$, Fig. 3) tritt das Plasmagerüst besonders schön hervor. Es ist ausgesprochen wabig und erfüllt die ganze Zelle gleichmäßig. An nicht entleerten Zellen ($dr.ze_2$ Fig. 3) sind die Alveolen von einem feinkörnigen Inhalt erfüllt, der sich genau so färbt wie das Plasmagerüst. Nicht entleerte Zellen trifft man selten an, da das Sekret bei jeder Berührung, wie auch beim Töten des Tieres mit Chloroform oder Äther, entleert wird. Dies ist deutlich zu erkennen, da die Antennen dabei so feucht werden, daß sie durch Adhäsion an den Wänden des Gefäßes festkleben. Über die Natur des Sekretes konnte ich nichts näheres ermitteln; jedenfalls ist aber die Annahme, daß es sich um ein Abwehrsekret handle, nach dem Obigen nicht von der Hand zu weisen.

Eigentümlich verhält sich der Ausführgang dieser Drüsenzellen. (Fig. 3, Taf. I). Die Zahl der Zellen ist viel größer als die der Ausführgänge, da zu einem Ausführgang stets mehrere Drüsenzellen gehören, die mit je einem distalen Fortsatz in einen Porenkanal der Cuticula hineinragen. Über dem Porenkanal senkt sich die äußerste Schicht der Cuticula, das Grenzhäutchen, zu einer Grube ein. Wie bemerkt,

hielt LEYDIG (1860) diese Gruben für Sinnesorgane; SAZEPIN (1883) hat sie übersehen. Die Verbindung der Grube mit dem Porenkanal wird durch ein chitinöses, ampullenförmiges Gebilde (Fig. 3, *amp*) hergestellt, das beiderseits offen ist. Sein distales Ende ragt etwas in die Grube hinein, an seiner proximalen Öffnung setzen sich die Fortsätze der Drüsenzellen an. Die Porenkanäle[1] sind bis nahe zur Ampulle von gewöhnlichen Epidermiszellen ausgekleidet, sie unterscheiden sich daher in nichts von den Porenkanälen der Sinnesorgane.

Epidermiszellen und Drüsenzellen bilden im Allgemeinen zwei übereinanderliegende Schichten, wobei es jedoch vorkommt, daß einerseits Drüsenzellen der Cuticula direkt anliegen, anderseits Epidermiszellen in die Tiefe rücken, zwischen den Drüsenzellen lagern, und nur durch einen faserartigen Fortsatz mit der Cuticula in Verbindung bleiben. Von Drüsenzellen und Ausführgängen frei sind natürlich die Gelenkhäute, unter denen nur eine einfache Epidermiszellage liegt.

Als dritte Schicht liegt unter den beiden vorhergehenden eine Lage von Sinneszellen. Von ihnen wird hauptsächlich der Raum zwischen je zwei Längsmuskelbündeln eingenommen (Fig. 2). Sie sind gleichfalls in vier Gruppen angeordnet (*sz.gr*), deren jede einen Nerven (Fig. 1 *ne*) zum Hauptnervenstamm (Fig. 1 Ne) entsendet. Die größte Zahl der Sinneszellen liegt an der Basis des Gliedes und die Gruppe ragt sogar sackförmig in das vorhergehende Glied hinein (Taf. I, Fig. 1). Hier liegen die Zellen in drei bis vier Lagen übereinander, weiter distal nimmt die Zahl der Zellen ab und im distalen Viertel sind gar keine mehr zu finden, sondern nur noch Terminalstränge. Demnach existiert hier nicht für jedes Sinnesorgan eine eigene Sinneszellengruppe (Ganglion), sondern für je ein Viertel des Gliedumfangs ein großes Ganglion.

Die Sinneszellen enthalten einen ovalen bis kugeligen Kern, mit spärlichen, aber verhältnismäßig großen Chromatinkörnchen. Ihr Plasma erscheint sehr feinkörnig, ist aber nur an den Polen der bipolaren Zelle deutlich zu unterscheiden.

---

[1] Ich möchte darauf hinweisen, daß bei jungen oder erst vor kurzem gehäuteten Tieren in der Cuticula Bildungen vorkommen, die leicht mit Drüsenausführgängen verwechselt werden können. Ich habe sie in meinen Abbildungen, die meist nach jungen Tieren entworfen sind, mit *gr.lin* = Grenzlinie bezeichnet (s. Fig. 2, Taf. I). Es handelt sich aber um die, durch die Fixierung vielleicht etwas weiter gesonderten Grenzlinien, der den Epidermiszellen entsprechenden Chitinblöcke, die sich von der Oberfläche bis zur Epidermis erstrecken und einen stark geschlängelten Verlauf haben. In ihrer Umgebung färbt sich das Chitin anders.

Die Terminalstränge (*term.str* Taf. I, Figg. 1 u. 4), ziehen, zwischen den Drüsenzellen hindurchlaufend, zu den Porenkanälen der Sinnesorgane.

Die Sinnesborsten sind durchaus nicht so einfach gebaut, wie man gewöhnlich annimmt. Die eigentliche Borste (*b*. Fig. 4) ist eine Fortsetzung des Grenzhäutchens (*gr.h*) der Cuticula. Letzteres senkt sich unter Verdickung zu einer Grube ein und zwar etwa ebenso tief, als die Außenlage der Cuticula (*au.l*) reicht. Vom tiefen Rand der Grube spannt sich ein äußerst dünnes Häutchen (*km*), die Kuppelmembran (Hochreuther 1912), über dem Porenkanal aus, das in die Wand der eigentlichen Borste übergeht. Zwischen Grenzhäutchen, Kuppelmembran und Borste sind keine Grenzlinien sichtbar; alle drei bestehen optisch wie färberisch aus derselben Chitinsubstanz; sie unterscheiden sich nur durch ihre verschiedene Dicke. Das Lumen der Borste steht nun aber nicht in direkter Kommunikation mit dem Inneren der Antenne. Der Porenkanal ist nahe seinem äußeren Ende durch eine ringförmige, cuticulare Scheidewand (*abschl.membr*) in zwei Partien geteilt, eine äußere, kleinere, die äußere Kammer (*äuss.kam*), und den eigentlichen Porenkanal. Durch die Öffnung dieser Abschlußmembran tritt der Terminalstrang hindurch, wobei er an ihr festgeheftet oder jedenfalls so fest von ihr umschlossen ist, daß dies einer Festheftung gleichkommt. Er durchzieht die äußere Kammer und läuft eine kurze Strecke in das Lumen der Borste hinein, an deren Wand er sich anheftet. Dieser Aufbau legt es nahe, sich die Reizung des Terminalstranges so zu denken, daß durch die Bewegung der Borste der in der äußeren Kammer verlaufende Abschnitt des Strangs gezerrt wird. Der innere Teil des Porenkanals wird ringsum von gewöhnlichen Epidermiszellen ausgekleidet; außerdem finden sich in ihm konstant ein oder zwei Fortsätze, die besonderen »trichogenen« Zellen angehören (*trich.ze*). Die Fortsätze letzterer setzen sich an der inneren Fläche der Abschlußmembran an. Im Lumen der Borste ist gleichfalls ein mehr oder weniger langer faserartiger Strang zu bemerken, der zweifellos einer trichogenen Zelle angehörte, aber wohl den ursprünglichen Zusammenhang mit ihr verloren hat.

Den eben geschilderten Aufbau weisen sämtliche Borsten auf, wenn auch die Einzelheiten bei den kleineren schwer festzustellen sind.

Daß zu einer einzelnen Borste mehrere Sinneszellen gehören, ist nach der Zahl der letzteren, verglichen mit der Zahl der Borsten, fraglos. Dies wurde auch von Dubosq (1897) mittels der Methylenblaumethode nachgewiesen. Unentschieden bleibt jedoch diese Frage für die kleinen Borsten (b_3 in Textfig. 1), deren Porenkanal zwar

sehr eng ist, deren Terminalstrang aber keinen geringeren Durchmesser hat als jener der größeren.

Die typischen Zapfen (*z*) unterscheiden sich von den Borsten in mehreren Punkten; gleichwohl gibt es eine ganze Reihe von Übergängen zwischen beiden. Typische Zapfen sind die Organe auf der Lateralseite des Fühlers. Ihre Form ist die eines geraden oder mehr oder weniger gebogenen Schlauchs mit abgerundetem Ende. Ihre Wand ist nur 0,001 mm dick, der Durchmesser des Lumens dagegen beträgt durchschnittlich 0,007 mm. Sie bestehen aus einer einfachen Ausstülpung des Grenzhäutchens, d. h. sie sind nicht in eine Grube eingepflanzt. Ihre Basis ist etwas erweitert und das Chitin des erweiterten Teiles hat eine etwas andre Beschaffenheit als das Grenzhäutchen, dessen kontinuierliche Fortsetzung es ist. Es färbt sich z. B. mit Mallory ebenso wie das Chitin der Gelenkhäute und scheint demnach ebenfalls biegsam zu sein. Somit darf angenommen werden, daß der Basalteil der Zapfen beweglich ist, was jedoch mit ihrer Funktion nichts zu tun hat, sondern jedenfalls nur Schutz gegen das Abbrechen des distalen starren Teiles gewährt. Die Zapfen (ausgenommen diejenigen des Endgliedes) stehen immer am Übergang der Cuticula in das Gelenkhäutchen, so daß ihr Porenkanal auf der einen Seite vom Chitin der gewöhnlichen Cuticula, auf der anderen Seite von dem des Gelenkhäutchens umgeben ist.

Der zu einem Zapfen gehörige Terminalstrang hat seine zugehörigen Sinneszellen gleichfalls in einer der vier großen Sinneszellengruppen, und zwar sind es meistens die dem Zapfen zunächst liegenden Zellen, was bei den Borsten durchaus nicht der Fall ist. Der Terminalstrang zieht, der Basalmembran eng anliegend, durch den Porenkanal und tritt eine Strecke weit in den Zapfen ein; dort ordnen sich die vorher verflochtenen Nervenfibrillen parallel an und endigen frei. Im distalen Teil der Zapfen war mit keiner Färbung irgendein weiterer Inhalt nachzuweisen, außer in seinem äußersten Ende, wo sich einige teils körnige, teils faserige Gewebsreste fanden, die ich als Reste einer trichogenen[1] Zelle ansehe. Ob dieser Zapfenteil mit irgend einer Flüssigkeit gefüllt ist, konnte ich nicht entscheiden. Ein oder zwei trichogene Zellen finden sich regelmäßig im Porenkanal. Sie entsprechen durchaus jenen der Borsten. Ihre faserigen Ausläufer lassen sich bis zur Zapfenbasis verfolgen.

Die eben beschriebenen Zapfen stehen, wie gesagt, nur an der Lateralseite des Fühlers. An der Medianseite findet man ab und zu viel

[1] Um nicht unnötig viele Bezeichnungen aufstellen zu müssen, nenne ich »trichogene« Zellen auch diejenigen, die an der Bildung von Zapfen, Kegeln u. dgl. beteiligt sind.

kleinere Zapfen, die sich von den ersteren auch dadurch unterscheiden, daß sie in eine Spitze auslaufen. Ihr Bau und ihre Innervation zeigt im übrigen keine Unterschiede von den ersteren.

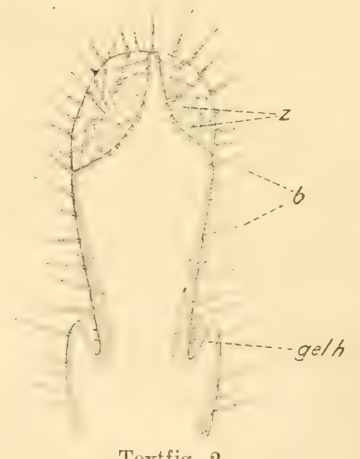
Die blassen Borsten b_2 an der Spitze des Endglieds bilden Übergänge zwischen Zapfen und Borsten. Sie haben ein ebenso enges Lumen wie die eigentlichen Borsten, artikulieren aber nicht wie letztere durch eine Kuppelmembran; die Innervierungsverhältnisse sind dagegen dieselben wie bei den typischen Zapfen. Für die Aufnahme eines mechanischen Reizes sind sie auch vermöge ihrer Kürze und ihrer Stellung zwischen den langen Borsten nicht befähigt und deshalb physiologisch den Zapfen gleichwertig zu erachten.

Sazepin (1883) beschrieb (l. c. Fig. 3 *a*) zapfenartige Gebilde, die mit dem Chitin artikulieren: »Sie sind zugespitzt und stehen in unregelmäßigen Abständen voneinander in keiner besonderen Region der Glieder«. Ich habe diese Organe bei *Lithobius* nicht finden können, es müßte denn sein, daß sie Sazepin mit den oben beschriebenen spitzen Zapfen verwechselt hat, was jedoch aus seiner Beschreibung nicht festzustellen ist.

2. Geophilus ferrugineus C. Koch.

(Textfig. 2 u. 3.)

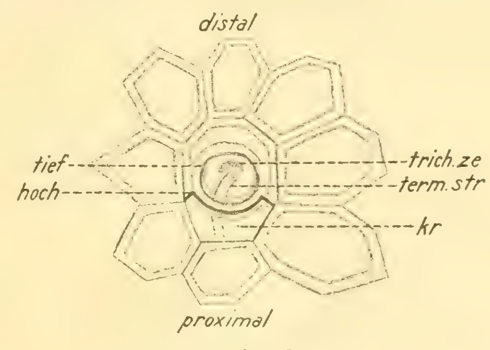
Die Gliederzahl der Antenne beträgt 14, wie bei den meisten Geophiliden. Zapfen (*z*, Textfig. 2) finden sich nur am Endglied, und zwar in zwei Gruben, einer medianen größeren und einer lateralen kleineren. Die Gruben werden durch stärkere Borsten, welche von ihrem Rande entspringen, dachförmig überdeckt, wodurch also die Zapfen vor Berührung geschützt sind. Letztere stehen in jeder Grube in zwei Reihen in der Zahl von 20 bis 25. — Die Borsten sind von verschiedener Länge und auf den einzelnen Gliedern regellos verteilt. Am dichtesten besetzt ist das Endglied. Drüsenporen finden sich in geringer Anzahl auf jedem Glied und zwar nur auf deren distaler Region. Nach Sazepin bestehen bei *Geophilus linearis* und bei *Himantarium gabrielis* dieselben Verhältnisse. Bei *Cryptops hortensis* fand derselbe Autor auf den ersten acht Gliedern »kleine, farblose Härchen, welche auf kleinen, ebenfalls



Textfig. 2.

farblosen Erhabenheiten angebracht sind«. Auf den übrigen Gliedern beschreibt er am distalen Rande stehende »eigentümliche Zäpfchen von rätselhafter Funktion«, die ich nach seinen Abbildungen für den Zapfen von *Geophilus ferrugineus* wenigstens morphologisch gleichwertige Organe halte.

Die histologischen Verhältnisse sind wegen der Kleinheit der Zellen sehr unübersichtlich und auch von denen bei *Lithobius* nicht wesentlich verschieden, weshalb ich von einer näheren Beschreibung absehe. Auffällig ist lediglich die stark ausgeprägte Felderung der Cuticulaoberfläche; die Grenzlinien zwischen den Feldern sind tief eingesenkt, was besonders auf gefärbten Tangentialschnitten deutlich hervortritt. Das Feld, aus dem sich eine Borste erhebt (Textfig. 3), läßt hier ein eigentümliches, auch bei den übrigen Chilopoden vorhandenes, aber nicht so deutliches Verhalten, erkennen. Die proximale Region eines solchen Feldes erhebt sich nämlich etwas über die Fühleroberfläche in der Form eines Kragens (*kr*) und bildet dadurch eine Hemmung gegen eine zu starke Abduktion der Borste.



Textfig. 3.

3. Scolopendra morsitans L.

(Textfig. 4 u. 5, Taf. I, Fig. 5 u. 6.)

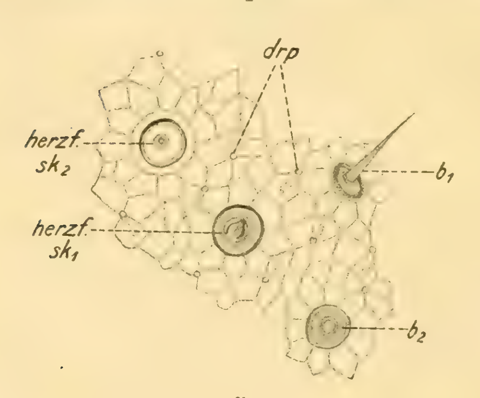
Schon bei flüchtiger Betrachtung bemerkt man, daß die Antenne aus zwei äußerlich ganz verschiedenen Abschnitten besteht. Von der Basis bis zum sechsten Gliede (einschließlich) ist sie fast ganz nackt, von da bis zur Spitze äußerst dicht beborstet.

An den letzteren Gliedern sind schon äußerlich zweierlei Borsten zu unterscheiden, solide und hohle. Beide sind unregelmäßig verteilt und kommen etwa in gleicher Zahl vor. Die Borsten sind verhältnismäßig sehr kurz, sie erreichen nur etwa ein Achtel des Durchmessers der Glieder. Eine Größenzunahme gegen die größeren basalen Glieder läßt sich nicht erkennen; auch stehen auf demselben Gliede recht verschieden lange Borsten dicht beieinander. Alle sind nach der Fühlerspitze hin gerichtet. Selten bemerkt man auch Organe, die den Zapfen

von *Lithobius* ähnlich sehen; jedenfalls handelt es sich um Übergangsformen.

An den sechs ersten Gliedern finden sich nur sehr wenige und zwar hohle Borsten (Textfig. 4 *b*), ferner etwa in gleicher Anzahl dunkle, kurz kegelförmige Gebilde (*herzf.sk*). Die Cuticula der sechs ersten Glieder ist deutlich gefeldert und zeigt ungemein zahlreiche Drüsenporen (*drp*). An den übrigen Gliedern ist keine Felderung zu bemerken, die Cuticulafläche sieht aus, als ob sie mit unzähligen kleinen Körnchen besät wäre. Auch ist die Zahl der Drüsenporen hier viel geringer.

Über die Anatomie der *Scolopendra*-Antenne fand ich nur eine kurze Bemerkung bei vom Rath (1886), der unterhalb der Sinnesorgane von *Scolopendra cingulata* »Gangliengruppen« fand, die jenen des Flußkrebses und der Wespe ähnlich seien. Die gröbere Anatomie des Fühlers entspricht der von *Lithobius*: auch hier finden sich vier Längsmuskeln, die aber viel stärker sind. Bezüglich des Ansatzes ihrer Fasern ist zu bemerken, daß dieser nicht direkt an die Cuticula erfolgt wie bei *Lithobius*, sondern durch Vermittlung von Epidermiszellen, die in eine Art Sehne umgewandelt sind. Die sonst der Cuticula platt anliegenden Kerne dieser Epidermiszellen stellen sich in die Richtung der Muskelfasern ein; das Plasma besteht aus stärkeren Fasern, die einerseits an die abgerundeten Enden der Muskelfasern, andererseits an die Cuticula ansetzen, in welche sie sich eine Strecke weit hinein verfolgen lassen.



Textfig. 4.

Der Antennennerv ist einfach, außerordentlich stark, aber schon bei seinem Eintritt in die Antenne in eine Anzahl Bündel zerfallen, die von einer gemeinsamen Scheide umgeben sind; voneinander sind sie durch ein lockeres Gewebe getrennt, das mit der Scheide in Verbindung steht. Charakteristisch erscheinen die sehr langen (0,02—0,03 mm) schmalen und spitz auslaufenden Kerne (Fig. 6, *st.ze*) im Inneren der Bündel, welche spindelförmigen, plasmaarmen Stützzellen angehören. Solche Stützzellen sind zwar auch bei *Lithobius* vorhanden, zeigen aber nicht die charakteristische Kernform. Das Tracheengeäst ist besonders an der Fühlerbasis sehr reich entwickelt; einzelne stärkere Äste ver-

laufen im Innern des Hauptnerven, d. h. zwischen dessen einzelnen Bündeln. Sehr ansehnlich ist die Arterie, deren Wand deutlich zwei Schichten erkennen, und sich bis nahe an das Endglied verfolgen läßt.

Wesentliche Verschiedenheiten von *Lithobius* bestehen im Verhalten der Drüsen- und Sinneszellen und deren terminaler Endigung an den Sinnesorganen. Auf Quer- wie Längsschnitten (Fig. 5, Taf. I) findet man unter der Cuticula eine überall gleichdicke Gewebsschicht, deren innere Begrenzung eine gut ausgebildete Basalmembran (*bas.membr.* bildet. Die Drüsenzellen reichen von dieser Basalmembran bis zur Cuticula, der ihr Distalende direkt anliegt. Ihre Form ist stumpf kegelförmig mit breiter Basis, der große, runde, basal liegende Kern besitzt mehrere Nucleolen und ein feines Chromatinnetz. Auch hier hat der Zellleib je nach dem Grade der Füllung mit Sekret, ein verschiedenes Aussehen; einerseits ist die Alveolarstruktur sehr deutlich, anderseits findet man, besonders im äußeren Teil der Zelle ein grobkörniges, wie das Plasma färbbares Sekret. Eigentümlich erscheint, im Gegensatz zu *Lithobius*, der Ausführgang dieser einzelligen Drüsen. In der äußeren, meist von Sekretmassen eingenommenen Region der Zelle liegt eine chitinöse Ampulle (*amp*) von ähnlicher Form wie bei *Lithobius*; sie setzt sich in ein dünnes Ausführröhrchen fort, das die Cuticula leicht geschlängelt durchzieht und in spitzem Winkel zur Oberfläche mündet. Die Ampulle ist von einer auf meinen Präparaten optisch nicht weiter auflösbaren, durch Anilinfarbstoffe stark gefärbten Substanz umhüllt; an ihrer Basis besitzt sie eine feine Öffnung, an die sich oft noch ein trichterartiges Gebilde, das aus noch dünnerem Chitin besteht, ansetzt. Nicht immer liegt die Ampulle unterhalb der Cuticula, wie auf Fig. 5 dargestellt, sondern findet sich zuweilen in einem kurzen Porenkanal, in welchen die Drüsenzelle mit einem Fortsatz hineinragt, worin eine Ähnlichkeit mit *Lithobius* nicht zu verkennen ist.

Ein weiterer Unterschied gegenüber *Lithobius* ist, daß zu jedem einzelnen Sinnesorgan eine wohldifferenzierte Sinneszellengruppe (Figg. 5 u. 6, *sz.gr*) gehört. Diese Gruppen bestehen aus etwa zehn bis fünfzehn einzelnen, kleinen Zellen mit rundem Kern, der etwa 0,003 mm mißt. Die Ganglien reichen nicht ganz bis zur Basalmembran. An der Innenfläche letzterer, und ihr dicht anliegend, verzweigt sich der versorgende Nervenast in ein baumartiges Geflecht (Fig. 6, *ne*). Zu jeder Sinneszellengruppe tritt ein feiner Zweig durch die Basalmembran hindurch. An der Basis des Ganglions fasert sich der bis dahin kompakte Nervenast

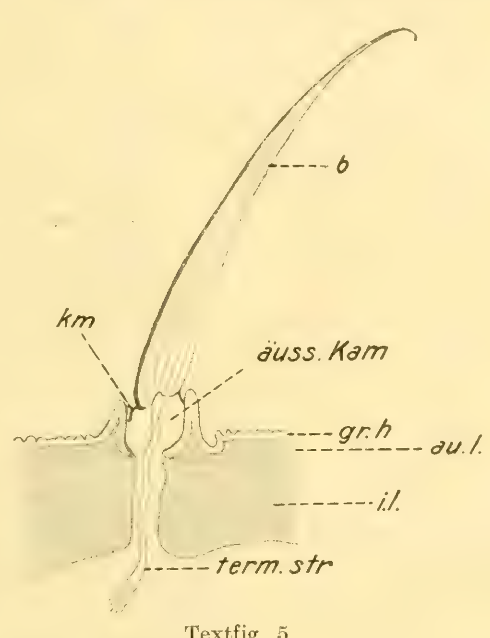
büschelförmig auf und gibt an jede Sinneszelle eine Faser ab, und zwar treten die Fasern von der Mitte an die kreisförmig angeordneten Zellen heran, und verlassen sie außen wieder. Auf Querschnitten erhält man daher folgendes Bild (Fig. 6, *sz.gr*): In der Mitte jeder Gruppe sieht man ein Bündel proximaler Nervenfasern, dann folgt ein Kreis von Sinneszellen, außen ein Kreis von Terminalfasern. Letztere legen sich zu dem Terminalstrang zusammen, der bei *Scolopendra* besonders deutlich hervortritt und ein eingehenderes Studium erlaubt. Kurz nachdem die Fasern zu einem solideren Strang wieder zusammengetreten sind, hört jede Faserstruktur auf und der Terminalstrang erscheint nun wie ein hyaliner Schlauch, der nur schwach färbbar ist. Daß der Strang röhrenförmig, nicht solid ist, kann man auf Querschnitten deutlich sehen. Es ist wohl nicht zweifelhaft, daß er bei *Lithobius* und *Geophilus* (Textfig. 3, *term.str*) dasselbe Verhalten zeigt, nur ist es bei letzteren selten so deutlich festzustellen. Das Ende des Terminalstranges an den chitinösen Teilen der Sinnesorgane soll im Zusamenhang mit diesen besprochen werden.

Die Epidermiszellen weichen bei *Scolopendra* sehr von ihrer normalen Form, wie sie besonders an den Gelenkhäuten erhalten bleibt, ab. Der verfügbare Raum ist durch die Menge der Drüsenzellen und der Sinneszellengruppen stark eingeengt, weshalb die Epidermiszellen lang, schmal und faserartig wurden und die Drüsenzellen und Sinneszellengruppen sondern und umhüllen. Gegen die Cuticula zu, wo sich die Drüsenzellen konisch verjüngen, können die Epidermiszellen einen größeren Raum einnehmen, und hier findet sich auch die Mehrzahl ihrer länglichen ovalen Kerne. Jede einzelne faserartige Zelle reicht von der Basalmembran bis zur Cuticula.

Von chitinösen Anhangsgebilden lassen sich, wie oben erwähnt, drei Arten unterscheiden: Massive und hohle Borsten auf den terminalen, hohle Borsten und kurze Kegel auf den basalen Gliedern. Die massiven Borsten (Textfig. 5) sind etwas gekrümmt und laufen sehr spitz zu. Ihr Porenkanal ist verhältnismäßig eng, erweitert sich aber an seinem äußeren Ende zu einer Kammer (Textfig. 5, *äuss.Kam*) ähnlich der von *Lithobius* (Fig. 4, Taf. I). Das Grenzhäutchen der Cuticula stülpt sich nicht zu einer Grube ein, sondern erhebt sich als ein Höcker, dessen gegen die Fühlerspitze schauende Seite etwas höher ist als die entgegengesetzte. Eine sehr dünne Kuppelmembran (*km*) findet sich ebenfalls. Die Basis der Borste erscheint etwas herzförmig gekerbt, und in dieser Kerbe heftet sich der Terminalstrang an. Ob letzterer durch eine ähnliche Vorrichtung wie bei *Lithobius* fixiert wird, läßt

sich wegen der Kleinheit des Objekts nicht unterscheiden, es ist aber zur Erklärung der Funktion anzunehmen.

Die Funktion der hohlen Borsten (Taf. I, Fig. 5*b*) nähert sich jedenfalls der der Zapfen, auch finden sich alle Übergänge zwischen ihnen und den typischen Zapfen, wie sie bei *Lithobius* vorkommen. Solche typischen Zapfen treten aber bei *Scolopendra* nur selten auf. — Die hohlen Borsten zeigen Unterschiede je nachdem sie auf den Basal- oder Terminalgliedern stehen. Sie sind verhältnismäßig kurz, etwa 0,02 mm lang, an der Basis 0,003—0,004 mm dick und verjüngen sich schnell. Auch ihre Wanddicke nimmt gegen die Spitze hin ab, so daß das letzte Drittel nur von einem äußerst dünnen Häutchen gebildet wird; es scheint nicht ausgeschlossen, daß sie an ihrer Spitze offen sind; ich muß die Frage jedoch unentschieden lassen, zumal dieser Punkt für die Erklärung ihrer Funktion nicht entscheidend ist. Eine Kuppelmembran (*km*) ist zwar vorhanden, kann aber die Beweglichkeit nicht sehr erhöhen. Der Kuppelmembran, wie sie bei *Lithobius* beschrieben wurde, ist sie morphologisch insofern nicht gleichwertig, als sie nicht wie dort von dem Grenzhäutchen, sondern von der Außenlage der Cuticula gebildet wird. Ein aus Grenzhäutchensubstanz betehender Ring (auf Fig. 5 *ri* im Querschnitt) zwischen Außen- und Innenlage ist von der Kuppelmembran vollständig getrennt. Dieses merkwürdige Verhalten besitzt bei andern Chilopoden kein Analogon und kann dadurch erklärt werden, daß die hier aus der Außenlage hervorgehende Kuppelmembran die vom Grenzhäutchen ausgekleidete Grubenwand durchbrach. Eigentümlich erscheint auch, daß die Borste nicht kontinuierlich mit dem Grenzhäutchen zusammenhängt.



Textfig. 5.

Die hohlen Borsten der terminalen Glieder verhalten sich etwas anders. Sie stehen, ähnlich wie die massiven (Textfig. 5) auf vor-

springenden Höckern; auch ist der oben erwähnte Chitinring der basalen Borsten nicht zu finden. Im übrigen gleichen sie den beschriebenen. Der Terminalstrang endigt unter Zuspitzung frei im basalen Teil des Lumens der hohlen Borsten, ohne daß sich seine Struktur verändert hätte. Der Porenkanal ist weit und enthält außer dem Terminalstrang die Ausläufer der trichogenen Zellen (*trich.ze*). Die Körper der letzteren liegen unter der Cuticula und sind von den Epidermiszellen durch ihre runden Kerne unterschieden. Ihre Fortsätze bilden um den Terminalstrang eine Röhre, deren Distalende sich im äußersten Teil des Porenkanals umbiegt und an der Grenze zwischen Außenlage und Innenlage ansetzt[1]. Morphologisch stehen diese Borsten zwischen den Borsten und Zapfen, wie sie bei *Lithobius* beschrieben wurden (Kuppelmembran und infolgedessen Beweglichkeit einerseits, weites Lumen, dünne Wand und freie Nervenendigung anderseits). Auch funktionell dürften sie eine Zwischenstellung zwischen Zapfen und Borsten einnehmen.

Die kurzen kegelartigen Organe (*herzf.sk*) der Basalglieder, will ich vorläufig als »herzförmige Sinneskegel« bezeichnen, da dies ihrer Form am Besten entspricht. Sie sind etwa 0,006 mm hoch und an ihrer Basis 0,004 mm breit. In ihrer Achse ist ein enger Kanal erkennbar, der bis zur Spitze zieht und nach außen mündet. Durch eine kuppelförmige Membran (*km*) sind sie mit der Wand der Grube, aus der sie sich erheben, verbunden. Der Terminalstrang, welcher aus einer Sinneszellengruppe hervorgeht, die sich von einer zu einer Borste gehörigen nicht unterscheidet, endigt an der Basis des Kanals mit einer kleinen Anschwellung. Von einem Stiftchen oder von einer ähnlichen Differenzierung ist nichts zu sehen.

4. Scutigera coleoptrata L.

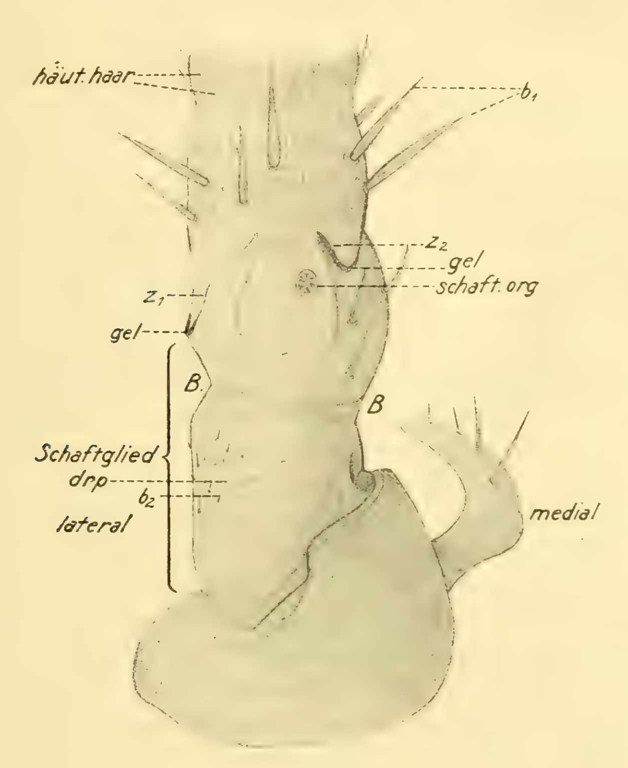
(Textfig. 6, 7 u. 8, Taf. I, Fig. 7, 8.)

Wie *Scutigera* unter den Chilopoden im Allgemeinen eine Ausnahmestellung einnimmt, so unterscheiden sich auch ihre Antennen in jeder Beziehung von den vorher besprochenen Formen. Die Antenne hat über 400 kleine Glieder und ist durch zwei Knoten, »Nodus« und »Nodulus« (Verhoeff), jeder aus zwei Gliedern, dem »Nodale« und

---

[1] Auch an anderen Körperstellen verhalten sich Epidermiszellen ganz ähnlich, wie ich einer Arbeit von Pawlowsky (Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues der Giftdrüsen von *Scolopendra morsitans*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 36. Bd. 1913) entnehme: Die Giftdrüsen des Kieferfußes sind von Epidermiszellen eingehüllt, deren Ausläufer sich in dem Ausführporus ganz gleich wie hier umstülpen.

»Postnodale« bestehend, die zwischen die an Größe allmählich abnehmenden Glieder eingeschaltet sind, in drei Abschnitte geteilt, das »Flagellum primum, secundum und tertium«. Hervorzuheben ist das große, basale sogenannte Schaftglied, das durch Verschmelzung zweier Primärglieder entstand; letzteres ist am ausgebildeten Tier noch gut zu beobachten, an früheren Entwicklungsstufen soll es nach VERHOEFF noch deutlicher zu sehen sein. Man bemerkt nämlich auf der Lateralseite des Schaft-



Textfig. 6.

gliedes eine Einschnürung (Textfig. 6), die sich in eine, nicht immer deutliche Nahtlinie *BB* fortsetzt. Ich kann diese Angabe VERHOEFFS bestätigen, besonders auf Grund des Nachweises einer typischen Gelenkhaut an der Einschnürungsstelle und der Nahtlinie auf Schnitten. In der Umgebung der Nahtlinie besitzt das Chitin nämlich dieselbe Struktur und Färbbarkeit wie ein gewöhnliches Gelenkhäutchen. Eine Beweglichkeit kann diese Stelle jedoch nicht mehr besitzen, wie auch aus den gleich zu schildernden Muskelverhältnissen hervorgeht.

Das Schaftglied ist mit dem Flagellum primum durch ein eigentümliches Gelenk (Textfig. 6 *gel*) verbunden. Letzteres wird gebildet durch je einen lateralen und medianen, halbkreisförmigen Zapfen (Z_1 u. Z_2) des proximalen Randes des ersten Geißelgliedes, die in eine entsprechende geformte Aussparung des Schaftgliedes hineinpassen. Beide anliegenden Gelenkränder bestehen aus dunkeln, verdickten Chitinleisten.

Durch diese Einrichtung wird dem Flagellum primum nur eine dorsoventrale Beweglichkeit gestattet, während durch ein ähnliches Gelenk mit dorsalen und ventralen Gelenkköpfen zwischen Nodale und Postnodale, das Flagellum secundum sich nur in der Horizontalebene bewegen kann (bei nach vorne ausgestreckter Antenne; bei gewöhnlicher Haltung der Fühler sind diese jedoch parallel nach hinten über den Rücken gelegt, wobei anscheinend eine rechtwinkelige Drehung der Längsachse des ganzen Fühlers im Grundgelenk an der Kopfkapsel erfolgt ist, in welchem Gelenk überhaupt die ausgiebigste Beweglichkeit möglich ist, was auch aus dem Vorhandensein vieler nach allen Richtungen verlaufender Muskelbündel in dieser Gegend hervorgeht).

Diese Ausführungen stimmen mit den Untersuchungen Verhoeffs, die mir leider erst nachträglich bekannt wurden, vollständig überein, dagegen weichen meine Erfahrungen von seinen Angaben über die Muskelverhältnisse etwas ab. Verhoeff beobachtete bei *Scutigera* zwei Längsmuskelbündel, von denen er bemerkt: »Die genannten Muskelbündel sind bei *Scutigera* im Flagellobasale befestigt, und zwar ist das eine viel stärker (breiter) als das andere. Das stärkere liegt gleich hinter dem Gelenkknopf (Höcker und Grube), welcher sich vorne zwischen Schaft und Geißel befindet, in ziemlich beträchtlicher Breite befestigt, während das andere schmale ganz unten am Flagellum befestigt ist«. Nach meinen Beobachtungen ist dies nur zum Teil richtig; die Muskulatur verhält sich folgendermaßen: Aus der Kopfkapsel treten in das Schaftglied mehrere Muskelbündel, die nahe an seiner Basis ansetzen; nur ein Bündel zieht etwa bis zur Nahtlinie; über die Nahtlinie hinaus, d. h. in den distalen Schaftteil hinein, tritt kein Muskel, was mit der Unbeweglichkeit des oben beschriebenen Gelenkhäutchens zusammenhängt. Im distalen Schaftteil, nicht im Flagellobasale beginnt nun ein dickes, aus einer größeren Zahl von Fasern bestehendes Muskelband, das ohne mit irgend einem der folgenden Antennenglieder in Verbindung zu treten, durch das Flagellum I und das Nodale hindurchzieht und erst am Postnodale inseriert. Ein zweites Muskelbündel aber sah ich nie im Flagellobasale entspringen. Dagegen beginnt im

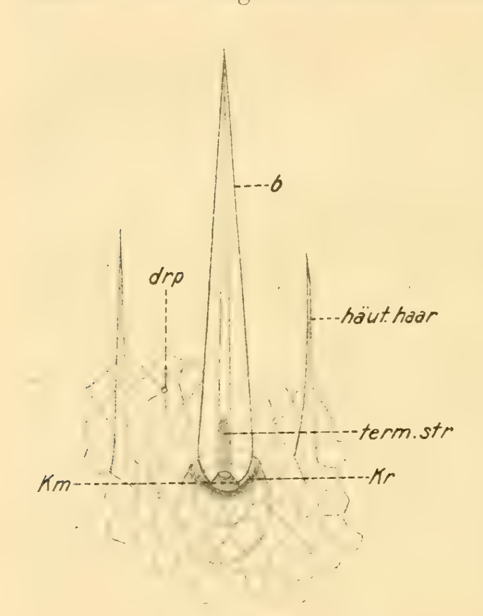
letzten Drittel des Flagellum I ein zweites Muskelband, das noch dicker ist als das erste. Die einzelnen Fasern entspringen an etwa 10 aufeinander folgenden Gliedern; es durchzieht ebenfalls das Nodale und inseriert an der Basis des Postnodale. Ganz kleine, nur aus einer oder zwei Fasern bestehende Muskeln konnte ich, wenn auch nicht immer, im Anfangsteil des Flagellum I bemerken; sie erstrecken sich aber nur über einige Glieder; so endigt auch z. B. der in Fig. 8, Taf. II eingezeichnete, nur aus zwei Fasern bestehende Muskel mu_2 schon im Flagellobasale.

An Sinnesorganen ist der Fühler verhältnismäßig arm. Auf den Geißelgliedern befinden sich nur Borsten, von denen Verhoeff zwei Arten unterschied, solche mit gerader Spitze, spitzwinkelig abstehend und kleinere, mehr rechtwinkelig sich erhebende, mit gebogener Spitze. Es handelt sich jedoch nicht um zweierlei verschiedene Borsten, sondern nur um ein- und dieselbe Form in verschiedenen Ausbildungsstufen. Die großen typischen Borsten kommen nur an den Basalgliedern des Flagellum I vor (Textfig. 6, b_1), wo sie bis 0,1 mm lang werden; distalwärts nehmen sie an Länge ab. Mit Ausnahme des Flagellobasale, wo sie unregelmäßig stehen, bilden sie an der übrigen Geißel wenige Längsreihen. Gehäuft stehen sie wieder am distalen Rand des Nodale, in geringer Zahl median auf dem distalen Teil des Schaftgliedes. Auf einem lateralen Felde des proximalen Schaftteils, findet sich eine größere Zahl ganz kleiner, etwa 0,01 mm langer Borsten (b_2). Auf sämtlichen Geißelgliedern stehen ferner in zwei bis drei Ringen angeordnet, außerordentlich viele, massive Haare, ohne Porenkanal, von Verhoeff als Häutungshaare bezeichnet (Textfig. 6 *häut.haar*).

Sonst ist auf der Geißel von Sinnesorganen nichts zu bemerken, dagegen befindet sich dorsomedian auf dem distalen Teil des Schaftgliedes eine Grube, von Verhoeff »Schaftorgan« genannt (*schaft.org*), die von einem verdickten Chitinring umgeben ist, und auf deren Grunde eine Anzahl dornähnlicher Gebilde stehen.

Der Hauptnerv (Fig. 8, Taf. II, *Ne*) tritt als einfacher Ast in die Antenne ein; er ist sehr dick, füllt das Lumen nahezu aus, und seine Struktur zeigt besondere Verhältnisse, auf die nachher zurückzukommen sein wird. Er ist von einer starken Scheide (*ne.sch*) umgeben, die aus mehreren Schichten besteht. Sie hängt mit der Basalmembran durch Fasern zusammen, so daß der Nerv in der Mitte des Antennenlumens gewissermaßen aufgehängt erscheint; dasselbe ist der Fall mit den spärlichen Seitenästen des Hauptnerven (z. B. ne_2) und mit der deutlich ausgeprägten Arterie (*art*).

Die Epidermiszellen zeigen ganz verschiedene Gestalt; da wo keine Drüsenzellen zwischen ihnen liegen, besitzen sie runde, kleine Kerne; an Stellen, wo ein Muskel anliegt, werden sie ganz flach und ihr Plasma ist kaum zu sehen. Das umgekehrte Verhalten bieten die Epidermiszellen da, wo Drüsenzellen zwischen sie eingelagert sind. Hier (Fig. 8, Taf. II *ep.ze*) werden sie hoch und ziehen von der Basalmembran bis zur Cuticula, wobei ihre Enden, besonders an der Basalseite sich zerfasern. Ihre länglichen Kerne finden sich in verschiedener Höhe. Zwischen den Epidermiszellen liegen die Drüsenzellen (*dr.ze*). Manchmal bemerkt man nur einen größeren rundlichen Kern mit spärlichem Plasma in einem solchen Zwischenraum. Meist ist aber der ganze Raum zwischen Basalmembran und Cuticula von Sekret angefüllt (Fig. 8 rechts), die Epidermiszellen sind weit auseinandergedrängt und in der Sekretmasse finden sich dann auch Ampullen (*amp*) mit Ausführröhrchen, wie sie von *Scolopendra* beschrieben wurden. Eine regelmäßige Anordnung lassen die Drüsenzellen jedoch nicht erkennen; meist liegen sie in Haufen von 10—12 beisammen. An den Orten, wo Drüsen und faserartige Epidermiszellen liegen, buchtet sich die Basalmembran natürlich ins Lumen des Fühlers vor. Am Schaftglied, besonders in der Umgebung des Schaftorgans, ist es jedoch umgekehrt, hier bildet die Cuticula eine Ausbuchtung, da der Hauptnerv und die Arterie den verfügbaren Raum fast ganz einnehmen (Fig. 8).

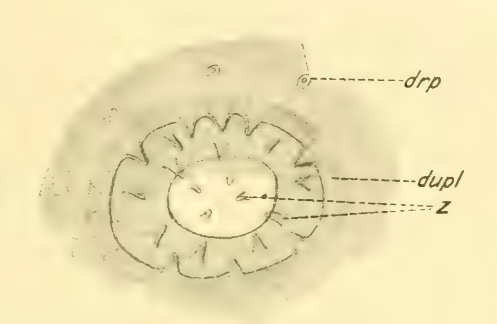


Textfig. 7.

Der feinere Bau zeigt, daß zwischen den beiden von Verhoeff angegebenen Borstenarten kein Unterschied besteht (Textfig. 7). Die eigentliche Borste ist an ihrer Basis abgerundet und hat ein verhältnismäßig enges Lumen, das an der Basis trichterförmig erweitert ist; an der Trichterwand setzt die dünne Kuppelmembran (*km*) an. Die Cuticula bildet wie bei *Geophilus* eine aus dickerem Chitin bestehende Schuppe oder einen Kragen (*kr*) als Hemmung gegen extreme Abduk-

tion. Der schlauchartige Terminalstrang tritt eine kurze Strecke weit in das enge Borstenlumen und füllt es vollständig aus. Dubosq (1897) fand mit der Golgimethode an den *Scutigera*beinen, daß der Terminalstrang ebenfalls ins Lumen eintritt, sich aber viel weiter verfolgen läßt. Ob die Sinneszellen innerhalb des Nerven liegen (s. unten), sagt er nicht, jedenfalls sprechen aber seine Figuren nicht dagegen. — Die Fasern der trichogenen Zelle setzen an der Kuppelmembran an. — Über die Häutungshaare ist zu bemerken, daß sie keinen Porenkanal besitzen und die Epidermiszellen unter ihnen keine besondere Ausbildung zeigen. Bei Betrachtung von der Oberfläche erscheint ihre Basis eckig und entspricht genau dem Umfang eines Cuticularfeldchens; gegen ihre Mitte zu wird der Querschnitt der Häutungshaare vollständig rund.

Das »Schaftorgan« (Fig. 7, Taf. II u. Textfig. 8), dessen Lage oben beschrieben wurde, entspricht, wie aus seinem Bau hervorgeht, den Zapfen. In seiner Umgebung ist die äußerste, aus dem Grenzhäutchen bestehende Schicht der Cuticula, im Vergleich mit andern Stellen, außerordentlich dick (0,007 mm Fig. 8), und da gerade diese Schicht beim Schneiden den größten Widerstand bietet, so ist es außerordentlich schwer, genügend dünne Schnitte und eine vollständige Serie zu erhalten. Erst nach sechswöchiger Behandlung mit Salpetersäure gelang es mir, einigermaßen befriedigende Resultate zu erzielen. Dies Grenzhäutchen senkt sich, indem es etwas dünner wird, zu einer nahezu kugeligen Grube ein; der ungefähr ovale Eingang mißt 0,015 auf 0,02 mm, der Durchmesser der Grube beträgt 0,03 mm. Der Eingang der Grube ist oft durch eine Duplikatur der Cuticula (*dupl*) zur Hälfte überdeckt. Die Innen- und Außenlage des Chitins beteiligen sich an der Bildung der Grube nicht. Sie hören etwa an deren Äquator plötzlich auf, so daß die Grube mit ihrer inneren Hälfte in das Antennenlumen hineinragt. Vom Boden der inneren Grubenhälfte erheben sich etwa 20 in regelmäßigen Abständen voneinander stehende kurze, dornartige Zapfen (Fig. 7 u. 8 u. Textfig. 8 *z*). Diese sind nur 0,005 mm lang und an der Basis 0,003 mm dick. Ihre Wand ist an der basalen Hälfte 0,001 mm dick und geht ziemlich unvermittelt in ein äußerst



Textfig. 8.

dünnes, distales Häutchen über, das glockenförmig dem dickeren Basalteil aufsitzt. Der Terminalstrang tritt unter nahezu recht-winkeliger Biegung in die Zapfen ein, wo er frei innerhalb des glocken-förmigen Teiles, und zwar unter der Bildung einer feinen, stark färb-baren Spitze (Stiftchen), endigt. Die zum Schaftorgan gehörigen Sinneszellen (Fig. 7 u. 8 *sze*) liegen proximalwärts desselben. Ihre Kerne unterscheiden sich, abgesehen von der Form — sie sind rund oder un-regelmäßig eckig — nicht von denen der indifferenten Epidermiszellen. Ihr Plasma ist feinkörnig und ziemlich reichlich. Da die Mehrzahl der Sinneszellen basalwärts vom eigentlichen Organ liegt, müssen ihre Terminalstränge unter rechtwinkeliger Abknickung in die Zapfen treten, weshalb man auf einem und demselben Schnitt nie einen Zu-sammenhang auffinden kann. Auch gewöhnliche, lange Epidermis-zellen heften sich an das Organ an; ihre Fasern (*ep.ze* Fig. 7) sind zwischen den Sinneszellen deutlich nachzuweisen.

Vergeblich sucht man unterhalb der Borsten Sinneszellen. Die Annahme, daß letztere proximalwärts verlagert sind, ist deshalb be-rechtigt. In der Tat findet man innerhalb des Nerven und seiner Seitenäste typische bipolare Zellen (Fig. 8 *s.ze*). Der Nerv wird durch sehr deutliche Zwischenwände in eine große Zahl größerer und kleinerer Bündel geteilt. Zu diesen Zwischenwänden gehören Zellen, deren Form ich nicht feststellen konnte; deutlich sind ihre langen, chromatin-reichen Kerne. An der Oberfläche der Nerven findet sich eine Anzahl solcher Fächer, die keine Nervenfibrillen, sondern bipolare Zellen ent-halten. Eigentümlich erscheinen die Kerne dieser Zellen; sie sind verhältnismäßig groß (0,01 mm), von länglicher Form, und äußerst chromatinarm im Verhältnis zu ihrer Größe. Das Plasma ist nur um den Kern herum deutlich zu sehen. Im übrigen ist die Zelle sehr lang spindelförmig. Es erscheint nicht zweifelhaft, daß diese Zellen Sinnes-zellen sind und zu den Borsten gehören, da es mir mehrfach gelang, ihre terminalen Fortsätze bis zu einer Borste zu verfolgen.

V. Chilognathen.

Das Hauptmerkmal der Chilognathenantenne bilden die »Sinnes-kegel« des Endgliedes. Sie fehlen, soweit bis jetzt bekannt, keinem Diplopoden. Bei unseren einheimischen Familien sind sie in Vierzahl vorhanden, in größerer bei einigen tropischen Familien, z. B. Sphaero-theriiden und Spiroboliden. Doch scheinen auch bei einheimischen Arten zweilen mehr als vier Kegel vorzukommen; wenigstens beschrieb vom Rath (1886 Diss.) einmal fünf und ein andermal sieben Kegel.

Die Gliederzahl der Antenne beträgt konstant acht. Verhoeff (1910—14) schreibt: »Die typische Antennengliederzahl ist acht, welche mit einer außerordentlichen Zähigkeit auch dann festgehalten wird, wenn sie scheinbar nicht mehr vorhanden ist«. Das achte Glied zeigt verschiedene Modifikationen; es ist entweder gut ausgebildet und nicht zu übersehen, z. B. bei *Geoglomeris* und *Bacillidesmus* (Verhoeff 1910—14); bei allen anderen Arten jedoch, besonders bei den einheimischen, bleibt es sehr klein und ist häufig in das vorhergehende Glied zurückgezogen, weshalb es bei äußerer Betrachtung leicht übersehen wird. Weiterhin bemerkt Verhoeff, daß überall da, wo das achte Glied nicht deutlich ausgeprägt (nach vom Raths Ausdruck »rudimentär«) ist, zweiteilige Sinneskegel vorkämen, d. h. daß jeder einzelne Kegel »auf einem etwa nur halb so langen cylindrischen Grundglied« aufsitze. Eingliedrig seien die Kegel dagegen bei den obengenannten *Geoglomeris* und *Bacillidesmus*. Daraus schließt er, daß die Grundglieder der zweiteiligen Sinneskegel durch Zerspaltung des achten Antennengliedes in vier hügelige Wülste entstanden seien. Aber diese vier »hügeligen Wülste« repräsentieren nicht allein das achte Antennenglied, sondern es gehört zu diesem immer noch eine deutliche, gemeinsame Seitenwand und ein wohlabgesetztes Gelenkhäutchen. Auf Totalpräparaten ist letzteres natürlich schwer zu sehen, besonders dann, wenn das achte Glied hervorgestülpt ist. Auf Längsschnitten tritt es jedoch mit aller wünschenswerten Deutlichkeit hervor (Taf. II, Fig. 9 *gel.h*). Bei meinen zahlreichen Schnitten von verschiedenen Chilognathen wurde mir keine Form bekannt, die nicht ein gut ausgeprägtes achtes Glied besäße.

Über die Art und Anordnung der übrigen Sinnesorgane existieren in der Literatur verschiedene Angaben; meist sind sie unzusammenhängend und beruhen nur auf gelegentlicher Beobachtung. Nur vom Rath (1886 Diss.) gab eine Charakteristik der verschiedenen Familien.

Im Folgenden stelle ich die mir bekannt gewordenen Ergebnisse aus der ziemlich umfangreichen Literatur zusammen, ergänzt und erweitert durch eigene Untersuchungen[1].

Die Größe der Sinneskegel variiert innerhalb verhältnismäßig enger Grenzen. Sie nehmen im Allgemeinen entsprechend der Größe

[1]) Leider war es mir nur möglich, süddeutsche Formen in ausgedehntem Maße zu berücksichtigen. Deshalb fehlen die *Lysiopetaloidea* und *Polyzoniidae*. Zum Vergleich konnte ich aus der leider recht wenig reichhaltigen Sammlung des hiesigen zoologischen Instituts gelegentlich auch außerdeutsche Formen heranziehen.

des Tieres wohl etwas an Länge zu, aber nicht im gleichen Verhältnis. Die größten sind höchstens drei- bis viermal länger als die kleinsten. Nachstehend gebe ich eine Aufstellung, aus der ersichtlich ist, wie sich die Länge der Antenne (das Basalglied abgerechnet), zur Länge der Sinneskegel verhält.

	Länge der Antenne ohne Grundglied	Länge der Kegel
Rhachis californica (*Polyd.*)	12,00 mm	0,105 mm
Spirobolus sp.	9,50 ,,	0,100 ,,
Pachyiulus hungaricus	6,00 ,,	0,06 ,,
Polydesmus collaris	5,00 ,,	0,075 ,,
,, *complanatus*	3,00 ,,	0,055 ,,
Glomeris marginata	2,80 ,,	0,070 ,,
,, *hexasticha*	2,50 ,,	0,060 ,,
Orthochordeuma germanicum	2,40 ,,	0,030 ,,
Strongylosoma pallipes	2,00 ,,	0,055 ,,
,, *mediterraneum*	1,50 ,,	0,045 ,,
Blaniulus guttulatus	1,00 ,,	0,038 ,,
Julus venustus	0,90 ,,	0,040 ,,

Als gemeinsames Merkmal aller Chilognathen ist weiterhin beachtenswert, daß Zapfen ausschließlich am fünften, sechsten und siebenten Glied und zwar immer nur an deren terminalen Ende vorkommen, ferner, daß am achten Gliede mit Ausnahme der Sinneskegel sonstige Anhangsgebilde fehlen.

Im Folgenden beschreibe ich zunächst Art, Zahl und Größe der einzelnen Sinnesorgane, sowie ihre Anordnung für jede Familie gesondert; der histologische Bau ist bei Allen im Wesentlichen der gleiche und wird deshalb gemeinsam behandelt.

1. Familie Julidae.

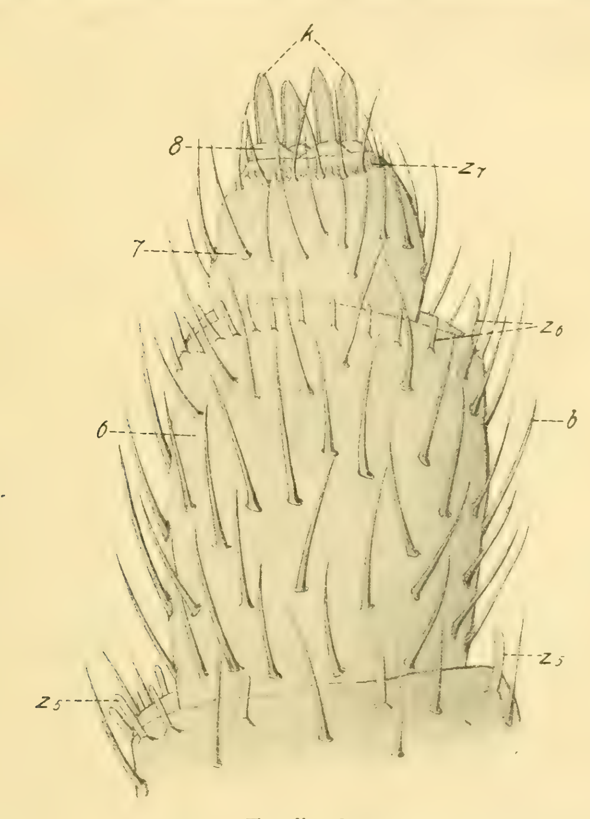
(Textfig. 9.)

Von mir wurden untersucht: *Schizophyllum sabulosum* Latz., *Mikropodojulus terrestris* Porat, *Julus alemannicus* Verh., *Pachyiulus hungaricus* Karsch, *Blaniulus venustus* Mein., *Blaniulus guttulatus* Bose-Gervais, *Julus foetidus*, *Isobates varicornis* C. Koch.

Die Kegel (*k* Textfig. 9) haben bei jeder der zu besprechenden Chilognathenfamilien eine besondere Form. Bei den *Juliden* ist das Verhältnis ihrer Länge zur Dicke wie 5 : 1, höchstens wie 4 : 1, sie sind schlank und an der Basis etwas dünner als in der Mitte. Vom letzten

Drittel an nehmen sie an Dicke ab und laufen spitz aus. Sie besitzen eine terminale Öffnung.

Zapfen (z) kommen wie oben bemerkt, nur auf dem fünften bis siebenten Glied vor; sie stehen immer einreihig auf dem distalen Rande meist um den ganzen Umfang der Glieder, oft auch nur auf der Dorsalseite, sind aber nie auf eine bestimmte Stelle konzentriert. Ihre Größe



Textfig. 9.

nimmt vom siebenten bis zum fünften Gliede stetig zu. Für *Julus hungaricus* z. B. gelten folgende Maße: siebentes Glied (z_7) : 0,005 bis 0,007 mm lang, weniger als 0,001 mm dick; sechstes Glied (z_6) : 0,075 mm lang; fünftes Glied (z_5) : 0,04—0,05 mm lang. Bei kleineren Tieren ist die Zapfenlänge entsprechend geringer. Die Form der Zapfen ist nicht immer die gleiche; meist sind sie parallelwandig und am Ende abgerundet. Häufig sind sie indessen an der Basis verschmälert oder auch am Ende etwas aufgetrieben, oder ganz spitz, konisch, wie die typischen Borsten.

Die Anordnung der letzteren ist bei allen Familien nahezu gleich. Relativ am dichtesten stehen sie auf dem sechsten und siebenten Glied. Am Distalrand des siebenten Gliedes stehen sie in einer dichten Reihe und sind alle etwas einwärts gekrümmt; sie sind hier so lang, daß sie bei zurückgezogenem achten Gliede die Kegel des letzteren überragen und ihre Berührung verhindern. Der Distalrand der Glieder ist stets durch längere Borsten ausgezeichnet. Für *Pachyiulus hungaricus* gebe ich folgende Maße; die Borsten am distalen Rande messen:

am	siebenten	Gliede	0,1	mm
,,	sechsten	,,	0,4	,,
,,	fünften	,,	0,5	,,
,,	vierten	,,	0,6	,,
,,	dritten	,,	0,7	,,
,,	zweiten	,,	0,8	,,

Bei kleineren Formen sind sie natürlich entsprechend kleiner; immer aber besteht dasselbe Längenverhältnis.

2. Familie Polydesmidae.

(Textfig. 10.)

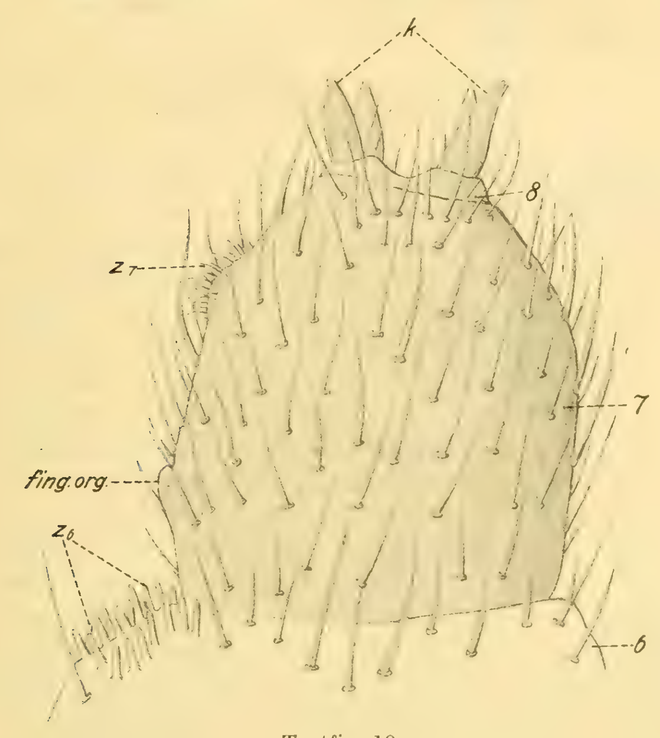
Ich untersuchte: *Polydesmus complanatus* Latz., *Polydesmus germanicus* Verh., *Polydesmus denticulatus* C. Koch, *Polydesmus collaris* C. Koch, *Brachydesmus dalmaticus* Latz., *Strongylosoma pallipes* Olivier, *Strongylosoma mediterraneum.*

Das Verhältnis der Länge zur Dicke der Kegel (*k* Textfig. 10) ist 3 : 1; sie sitzen mit breiter Basis auf der Unterlage auf; von der Mitte an verjüngen sie sich; die Öffnung liegt terminal.

Die Anordnung der Zapfen (*z*) ist wesentlich anders als bei der vorhergehenden Familie; sie finden sich nur an der Lateralseite[1] und stehen immer gehäuft. Am siebenten Gliede sitzen sie (z_7) bei allen Formen auf einer warzenförmigen Vorbuchtung der Cuticula im letzten Drittel des Gliedes; sie sind hier immer spitz und dornähnlich. Am sechsten (z_6) und fünften (z_5) Gliede stehen sie bei *Polydesmus* und *Brachydesmus* auf einem lateralen abgeflachten Felde, bei *Strongylosoma* in einer tiefen Grube, ohne jedoch streng auf sie beschränkt zu sein. Einzelne Zapfen kommen auch auf der Dorsalseite der Fühler bis nahe zu deren Mitte vor, überschreiten sie aber nicht. Bei *Polydesmus* und *Brachydesmus* sind alle Zapfen des fünften und sechsten Gliedes

[1] Bei einem einzelnen Individuum von *Strongylosoma mediterraneum* fand ich allerdings alle Zapfen an beiden Fühlern ausschließlich medial stehen.

am Ende abgerundet, bei *Strongylosoma* spitz. Die Länge ist bei den größten, wie bei den kleinsten Formen immer die gleiche: am siebenten Gliede 0,012—0,016 mm, am sechsten 0,025—0,03 mm, am fünften 0,04—0,05 mm. Insgesamt mag die Zahl der Zapfen an beiden Antennen 250 betragen. Die Zapfengruppen sind stets von bedeutend längeren Borsten umgeben, die jene vor Berührung schützen.



Textfig. 10.

Weiterhin besitzen alle einheimischen Polydesmidae ein Organ, das, soweit bis jetzt bekannt, bei allen übrigen Chilognathen nicht gefunden wurde, nämlich das von SAZEPIN (1884) zuerst beschriebene »fingerförmige Organ«[1]. Auch bei *Strongylosoma* ist es vorhanden, aber von außen weniger deutlich sichtbar. Es ist dies (Textfig. 10 *fing.org*) eine dünne, basal und lateral am siebenten Antennengliede gelegene Vorbuchtung der Cuticula, an der auffällt, daß das Pigment eine Strecke

[1]) Trotzdem dieses Organ mit einem Finger recht wenig Ähnlichkeit hat, werde ich diesen Namen vorläufig beibehalten, da er in die spätere Literatur übergegangen ist.

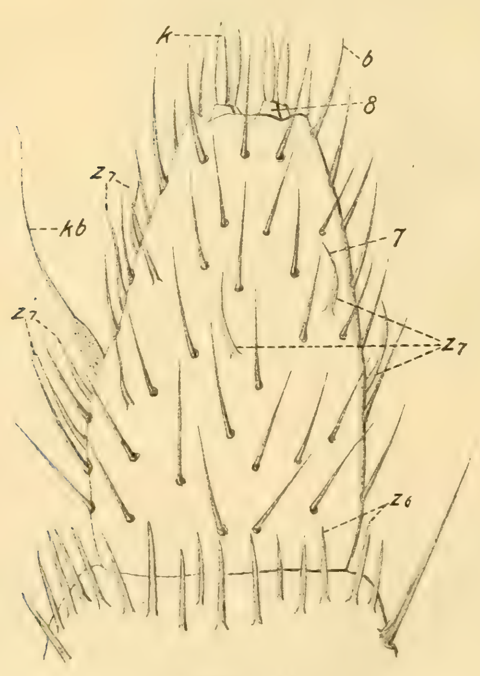
weit in sie hineinreicht. vom Rath (1886 Diss.) konnte dies Organ bei außereuropäischen Polydesmidae nicht finden; auch mir gelang der Nachweis an der einzigen tropischen Art, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, *Rhachis californica* Sauß., nicht. Ich glaube aber, daß es trotzdem vorhanden ist, wenn auch in etwas anderer Form und daß es erst auf Schnitten deutlich in Erscheinung tritt. Attems (1898/99) erwähnt es nur in einer ganz kurzen Bemerkung, ohne neue Tatsachen hinzuzufügen.

3. Unterordnung Chordeumoidea.

(Textfig. 11.)

Untersuchungsobjekte: *Craspedosoma Rawlinsii* (*simile*) Leach., *Orthochordeuma germanicum* Verh., *Chordeuma silvestre* C. Koch.

Die Höcker, auf welchem die Kegel aufsitzen, sind nahezu halb so lang als die Kegel selbst. Das Verhältnis der Länge der letzteren zu ihrer Dicke ist etwa 5 : 1. Die Kegel sind also sehr schlank, an der Basis sind sie etwas eingeschnürt, von der Mitte an verjüngen sie sich zu einer feinen Spitze; die Öffnung liegt terminal.



Textfig. 11.

Alle vorkommenden Zapfen sind spitz und von den Borsten, deren Länge sie oft erreichen, nur dadurch unterschieden, daß sie eine dünnere Wand und ein weiteres Lumen besitzen. Auf dem siebenten Glied (z_7) sind sie ziemlich unregelmäßig überall zwischen den Borsten zerstreut. Etwas häufiger stehen sie jedoch lateral auf einer ausgedehnten Vorbuchtung der Cuticula, ähnlich wie es in geringerem Maße auch bei *Polydesmus* vorkommt. Sie sind oft ziemlich stark gebogen und werden bis 0,03 mm lang. vom Rath (1886 Diss.) beschreibt bei *Craspedosoma polydes-*

moides (jedenfalls *Craspedosoma simile?*) auf der Lateralseite des siebenten Glieds kleine Zäpfchen von 0,012 mm Länge; ich konnte solche nicht finden; wahrscheinlich handelt es sich um eine Verwechselung mit abgebrochenen Borsten. Am fünften und sechsten Glied fand ich Zapfen am ganzen distalen Umfang, wiederum jedoch lateral gehäuft. Am sechsten Glied (z_6) werden sie bis 0,05 mm lang, am fünften Glied nur wenig länger. Im Ganzen ist die Zahl der Zapfen nur wenig größer als bei den Polydesmoidea; sie mag auf beiden Antennen rund 300 betragen.

Auf der Lateralseite des siebenten Gliedes findet sich noch ein für die *Chordeumoidea* spezifisches auf der obenerwähnten Vorbuchtung stehendes Organ (*kb*); vom Rath (1886 Diss.) hat zuerst darauf hingewiesen. Er beschreibt es als »ein eigentümliches Haargebilde, das aus einem verdickten Anfangsteil und einer langen Geißel bestehe«. Sonst fand ich nur eine Bemerkung bei Verhoeff (1913/62. Aufs.), der das gleiche Organ bei *Trachyzona* und *Xestozona* nachwies. Bei *Orthochordeuma germanicum* ist die basale Anschwellung des Gebildes birnförmig, 0,01 mm dick und 0,02 mm lang, die Geißel mißt 0,08 mm und läuft sehr spitz aus. Der birnförmige Basalteil enthält eine feinkörnige Masse, die Geißel ist auf eine kurze Strecke hohl. Ein Gelenk ähnlich dem der typischen Borsten ist nicht vorhanden.

4. Familie Glomeroidea.

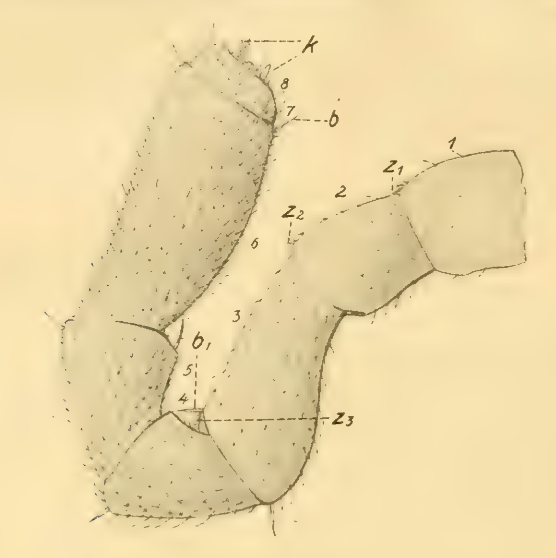
(Textfig. 12 u. 13.)

Untersucht wurden: *Glomeris marginata* Vill., *Glomeris conspersa* C. Koch, *Glomeris hexasticha marcomannia* Verh.

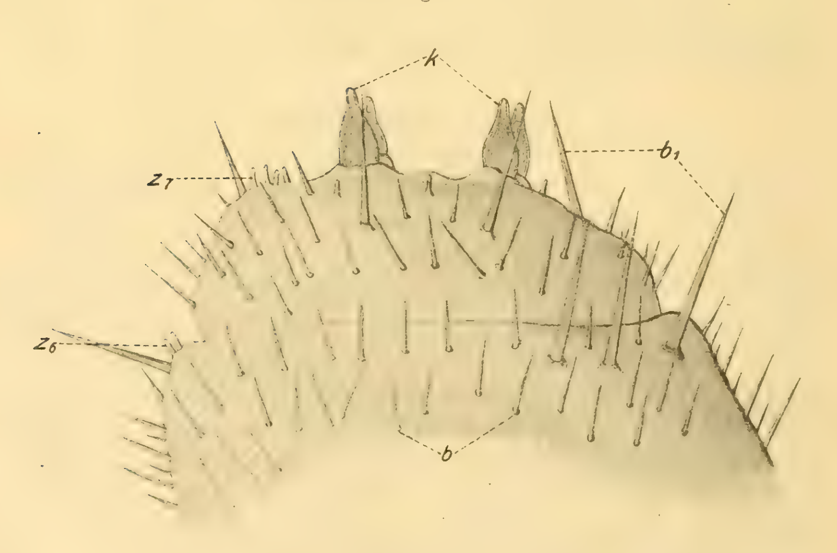
Alle Glomeroidea sind dadurch ausgezeichnet, daß das sechste Antennenglied (Textfig. 12, 6) außerordentlich groß ist und mit dem fünften, siebenten und achten zusammen als Fühlerkeule den übrigen Gliedern gegenübergestellt werden kann. Die Kegel (Textfig. 13 *k* u. Taf. III, Fig. 21) sind gedrungen (Länge zu Dicke wie 5 : 2) und sitzen mit breiter Basis auf; in der Mitte fangen sie an sich zu verjüngen und zwar in einem nach innen konkaven Bogen; das Ende ist stumpf. Sie besitzen wohl eine terminale Öffnung, welche sich aber in eine größere ovale Öffnung an der Seitenwand des Kegels fortsetzt. Diese seitlichen Öffnungen aller vier Kegel sind nach außen gerichtet.

Die Zapfen zeigen eine höchst eigentümliche Verteilung; sie finden sich am sechsten und siebenten Glied, am fünften dagegen nicht, weiterhin aber auch am ersten, zweiten und dritten. Überall sind sie kurz und gedrungen und von gleicher Länge (0,007 mm). Am siebenten Glied

stehen sie hauptsächlich lateral, kommen vereinzelt aber auch am ganzen Umfang vor in einer Gesamtzahl von 15—20; am sechsten



Textfig. 12.



Textfig. 13.

Glied stehen 5—6 nur lateral; an den drei Grundgliedern finden sie sich sonderbarerweise *nur median* und etwas dorsal in einer seichten Grube.

Bei genauerem Zusehen fällt auf, daß die Borsten zweierlei Art sind. Die Mehrzahl (*b* Textfig. 13) besitzt nur einen kurzen engen Kanal; einige, besonders die langen Borsten des distalen Gliederrandes (b_1 Textfig. 13) haben eine dünne Wand, ein weites und bis zur Spitze reichendes Lumen, und unterscheiden sich von den typischen Zapfen nur dadurch, daß sie ein basales Gelenk besitzen.

Durch die Anordnung der geschilderten Organe, abgesehen von dem ganzen Habitus der Antenne, stellen sich die Glomeroidea als gesonderte Gruppe den drei vorhergehenden gegenüber, wie sie ja auch auf Grund anderer Eigenschaften als *Opisthandria* im System von den übrigen Chilognathen als den *Proterandria* gesondert werden.

5. Die Histologie der Sinnesorgane.

a) Die Kegel.

Die Histologie der Sinnesorgane ist bei allen Chilognathen im Wesentlichen die gleiche. Meine Untersuchungen erstrecken sich hauptsächlich auf *Polydesmus*; Abweichungen bei anderen Formen führe ich von Fall zu Fall auf.

Bevor ich auf die Histologie der Kegel selbst eingehe, muß ich einige Bemerkungen über den feineren Bau der Antenne im Allgemeinen vorausschicken. Die Muskulatur ist von der der Chilopoden erheblich verschieden; durch die ganze Antenne laufende Muskelbündel finden sich nämlich hier nicht. Die Muskulatur besteht in der Hauptsache aus schräg verlaufenden, von einem zum folgenden Glied ziehenden Bündeln. Nur zwischen dem sechsten und siebenten Glied existieren vier längs verlaufende Muskeln. Einzelheiten sind schon von anderen Autoren geschildert worden (so Silvestri nach Verhoeff 1910—14).

Die Cuticula besteht, wie bei den Chilopoden, aus drei Schichten: Grenzhäutchen, Außenlage und Innenlage (*gr.h*, *au.l*, *i.l* auf allen Figuren, Deckschicht, Kalkschicht und Blätterschicht nach Verhoeff 1910—14). Daß die Außenlage im Wesentlichen Träger des Kalkes ist, wies Verhoef nach. Das Chitin der Gelenkhäutchen besteht nur aus zwei Schichten, wobei die äußere optisch dem Grenzhäutchen entspricht (sie ist wie jenes strukturlos), chemisch sich aber insofern verschieden verhält, als es sich regelmäßig anders färbt. Die zweite Schicht ist wie die Innenlage deutlich aus Lamellen aufgebaut, färbt sich auch wie letztere, jedoch viel schwächer; es scheint hier ein Bindemittel zwischen den Lamellen zu fehlen, das in der Innenlage der übrigen Cuticula vorhanden ist und die stärkere Färbung bedingt.

Abgesehen von den Porenkanälchen[1] der Anhangsgebilde (Borsten, Zapfen), ist die Cuticula (mit Ausnahme der Gelenkhäutchen) von äußerst feinen Kanälchen durchsetzt, die teils nur strukturelle Eigentümlichkeiten des Chitins darstellen, teils als Drüsenausführgänge dienen. Die ersteren übergehe ich hier. Bezüglich der letzteren habe ich *Polydesmus complanatus*, *Brachydesmus dalmaticus* und *Blanjulus guttulatus* genauer untersucht. Bei *Polydesmus* sind die Kanälchen unregelmäßig verteilt, an den Basalgliedern jedoch häufiger als an den distalen. Ihr Durchmesser beträgt 0,001—0,002 mm (der Durchmesser der übrigen Kanälchen ist 0,001 mm oder weniger). Im Innern bergen sie einen stark färbbaren Gewebsstrang. Fig. 10, Taf. II zeigt einen stark vergrößerten Längsschnitt durch ein solches Kanälchen. In seinem Lumen verläuft frei ein chitinöses Röhrchen, das bis zum letzten Drittel von plasmatischer Substanz umgeben ist. Letztere schwillt distal etwas an und umgibt das Röhrchen wie ein Ring. Ob dieser Ring etwa kontraktil ist und einen Verschlußapparat bildet, konnte ich wegen seiner Kleinheit nicht feststellen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Röhrchen Drüsenausführgänge sind, zumal unterhalb von ihnen in der Epidermis immer Zellen von drüsenartigem Charakter liegen (Fig. 10 *dr.ze*). Bei *Brachydesmus* ist ein Ausführröhrchen erst im letzten Drittel des Kanälchens zu sehen; die übrigen zwei Drittel sind von einem plasmatischen Strang erfüllt, der hier deutlich einer Drüsenzelle angehört. Bei *Blaniulus* (Fig. 11, Taf. III *dr.ze*) konnte ich überhaupt keine differenzierten Ausführröhrchen finden, doch liegen innerhalb der Epidermis dieselben drüsenartigen Zellen, wie bei den zwei besprochenen Formen. Jedenfalls dienen hier die zahlreichen, nicht differenzierten Kanälchen (*chit.kan*) als Ausführgänge.

Unter der Epidermis liegt überall eine deutliche Basalmembran (*bas.membr.* in allen Fig.), die mit der Nervenscheide (*ne.sch*) durch Vermittlung der Seitenäste des Nerven in Verbindung steht. Eine Arterie ist wohl immer vorhanden, sicher nachweisen konnte ich sie jedoch nur bei den größeren Formen, z. B. *Brachydesmus dalmaticus* und *Glomeris marginata*. Ihre Wand bestand in beiden Fällen aus zwei deutlich differenzierten Schichten; sie folgt dem Verlauf des Nerven.

Der Hauptnerv ist bei allen Spezies einfach; er liegt in den Antennen, die bei normaler Haltung einwärts gekrümmt sind, stets der Median-

[1]) Anm.: Verhoeff (1910—14) nennt alle die Cuticula durchsetzenden Kanäle Porenkanäle; in dieser Arbeit wurden dagegen nur die Kanäle, die zu den Anhangsgebilden ziehen, so benannt.

wand der Antenne an. Eine Nervenscheide (*ne.sch*) ist überall deutlich entwickelt; ihre langen, schmalen Kerne messen 0,007 mm auf 0.002 mm. Im Innern des Nerven lassen sich Stützzellen erst gegen das Ende hin nachweisen. Im distalen Teil des fünften Glieds (bei *Glomeris* im Basalteil des sechsten Gliedes) spaltet sich der Nerv in vier gleichdicke Endäste (Fig. 9, Taf. II *ne*), die zu den Ganglienzellengruppen der Sinneskegel ziehen.

Letztere zeigen einen eigentümlichen Aufbau, wie er bis jetzt bei anderen Tracheaten nicht gefunden wurde. In jedem Ganglion finden sich nämlich drei Arten von Sinneszellen, die sich, was Zahl, Größe und Bau betrifft, erheblich voneinander unterscheiden.

Ein jedes Ganglion bildet einen spindelförmigen Körper mit zwei aufeinander folgenden Anschwellungen, beide bedingt durch die Masse der Sinneszellen. Die Nervenscheide setzt sich auf das Ganglion fort und überzieht es vollständig. Der Raum zwischen den vier Ganglien wird mehr oder weniger dicht von einem, aus faserigen Zellen bestehenden Gewebe (Fig. 9 *zw.gew*) ausgefüllt, das mit der Nervenscheide in Verbindung steht und aus ihr hervorgegangen zu sein scheint. Am Distalende der Ganglien, d. h. da, wo infolge ihrer konischen Zuspitzung ein größerer Raum zwischen ihnen bleibt, nehmen die Epidermiszellen eine eigentümliche Gestalt an. Vorausschicken muß ich, daß die Verhältnisse bei den Individuen einer und derselben Art durchaus nicht immer völlig gleich sind. Manchmal liegen die Ganglien nahe beieinander und der Raum zwischen ihnen ist eng und durch Zwischengewebe vollständig ausgefüllt; oft ist der Zwischenraum aber weiter (die Regel bei *Schizophyllum*) und das Zwischengewebe spärlich. Auch ist bemerkenswert, daß zwei benachbarte Ganglien auf eine gewisse Strecke weit, und zwar nicht gerade selten, miteinander gewissermaßen verwachsen sein können; wenigstens ist dann auf Querschnitten keine Spur von zwischenliegendem Gewebe oder auch nur von Neurilemm zu sehen, sondern die beiderseitigen Sinneszellen liegen direkt nebeneinander. In beiden Fällen sind die Epidermiszellen des Daches des achten Gliedes faserartig verlängert und umgeben die konischen Endteile der Ganglien als dichter Filz, in den jene gewissermaßen eingebettet und dadurch vor Erschütterungen geschützt sind (Fig. 9). Daß es sich dabei wirklich um Epidermiszellen handelt, erkennt man daran, daß, bei weitem Zwischenraum zwischen den Ganglien die Basalmembran hervortritt. Letztere steht übrigens mit der Nervenscheide in kontinuierlicher Verbindung. Die Epidermiszellen sind außerordentlich zahlreich und auf Querschnitten kann man Kerne von ihnen in

jeder Höhe sehen (Fig. 12 *ep.ze*). Jede Zelle scheint mit der Cuticula einerseits und der Basalmembran anderseits in Verbindung zu stehen, so daß der Habitus der Epidermis, als eines einschichtigen Epithels, gewahrt bleibt.

Anschließend möchte ich hervorheben, daß auch die Muskulatur durch Vermittlung der modifizierten Epidermis am Distalende des achten Gliedes ansetzt. Dies ist seither der Beobachtung entgangen, worauf die Angabe zurückzuführen ist, daß die Längsmuskeln schon am Ende des siebenten Gliedes ansetzen. Ich verweise auf Fig. 9, Taf. II und Fig. 13, Taf. III *mu*. In den vorhergehenden Gliedern heften sich alle Muskeln an der Seitenwand (Schrägwand!) der Antenne an. Vom sechsten Gliede ab findet man auf Querschnitten (Fig. 13 *mu*) immer vier Längsmuskelbündel, die in zwei senkrecht aufeinander stehenden Ebenen liegen: diese Muskeln inserieren nicht an der Seitenwand des siebenten Gliedes, sondern durch Vermittlung stark verlängerter Epidermiszellen an der Endfläche des achten Gliedes. Dieser Befund ist von Wichtigkeit, weil dadurch eine aktive Beweglichkeit des achten Gliedes bewiesen wird, die für die Erklärung der Funktion der Sinneskegel von Bedeutung erscheint.

Der weitere Verlauf der Nervenfasern innerhalb der Ganglien ist recht schwer zu verfolgen und durchaus nicht immer gleich. Zunächst erhalten die großen proximalen Sinneszellen (Fig. 9 *bas.sze*) Nervenfasern, die meist von der Oberfläche des Nerven kommen. Der Rest der Fasern zieht meist zentral von den proximalen weiter zu den distalen Zellen (*dist.sze*). Dieser zentrale Strang kann jedoch auch in zwei bis viele kleinere Stränge aufgespalten sein, die sich allenthalben in den Zwischenräumen zwischen den proximalen Zellen finden, weshalb ihr Verlauf oft nicht mit Sicherheit festgestellt werden kann (Fig. 13 in den beiden proximalen Ganglien). Auf Querschnitten lassen sich in diesem Falle die proximalen Fortsätze der distalen Sinneszellen von den Distalfortsätzen der proximalen Sinneszellen nicht unterscheiden. Ein weiterer dünnerer Strang läuft meist an der Medianseite der Ganglien, zu den kleinsten, mittleren Zellen (*mittl.sze*), unterhalb derer er sich auffasert. Die drei Sinneszellenarten sind räumlich nicht streng voneinander geschieden. Nur die kleinen mittleren Zellen liegen kompakt, in ihrer Gesamtheit einen spindelartigen Körper darstellend, beisammen. Die großen proximalen Sinneszellen springen oft in der Mitte keilförmig in die Gruppe der distalen Zellen vor. Einzelne der letzteren können auch gewissermaßen versprengt, zwischen den ersteren liegen. Die distalen Zellen sind in mehr oder weniger deutlichen Längsreihen an-

geordnet, zwischen welchen sowohl ihre proximalen Fortsätze, als auch die distalen Fortsätze der proximalen und der mittleren Zellen verlaufen entweder gemischt und nicht voneinander zu trennen, oder es legen sich die letzteren zu einem oder mehreren axialen Strängen zusammen.

Bevor der Verlauf der Terminalstränge genauer beschrieben wird, sei der Bau der drei Arten von Sinneszellen kurz erörtert. Die großen proximalen Zellen (Fig. 14) sind im Allgemeinen lang spindelförmig aber von recht verschiedener Größe. Bei *Polydesmus* erreichen sie etwa 0,15 mm in der Länge, ihre größte Dicke (in der Umgebung der Kerne) beträgt etwa den zehnten Teil. Sie sind nicht vollkommen rund, sondern, besonders an der Oberfläche des Ganglions etwas abgeplattet. Ihr Kern mißt 0,004 mm im Durchmesser, ist rund und ziemlich chromatinarm; der Nucleolus enthält häufig eine Vakuole. Das Plasma ist ausgesprochen alveolär, überall von gleicher Beschaffenheit und enthielt nach den von mir angewandten Färbungen keine besonderen Einschlüsse. Der proximale Fortsatz einer solchen Zelle enthält mehrere Fibrillen, die sich vom Beginn der alveolären Struktur an, im Plasma der Zelle nicht weiter verfolgen lassen; der distale Fortsatz ist etwas dünner und scheint auch weniger Fibrillen zu enthalten.

Die mittleren Sinneszellen (Fig. 9 u. Fig. 13 *mittl.sze*) sind außerordentlich klein und relativ plasmaarm. Ihr Kern ist sehr chromatinreich, 0,003 mm im Durchmesser. Diese Zellen liegen so dicht beieinander, daß ihre eigentliche Form nicht zu erkennen ist.

Die distalen Zellen endlich (Fig. 9 u. Fig. 13 *dist.sze* und Fig. 15) erscheinen häufig spindelförmig mit proximalem und distalem Fortsatz. Es finden sich zwischen ihnen jedoch nicht selten auch birnförmige, welchen ein proximaler Fortsatz fehlt. Ob sich hieraus schließen läßt, daß letztere Zellen in der Tat morphologisch unipolar sind, d. h. daß ihr Proximalfortsatz vom Distalfortsatz entspringt, bedürfte noch genauerer Feststellung. Im Durchschnitt sind diese Zellen 0,012 mm lang mit 0,004 mm großem Kern. Selten findet man auch größere, d. h. plasmareichere Zellen (Fig. 16), wobei aber die Kerngröße dieselbe bleibt und das Plasma die gleiche alveoläre Struktur wie bei den proximalen Zellen aufweist. Sonst erscheint das Plasma der distalen Zellen (Fig. 15) meist trüb und ohne erkennbare Struktur.

Ich gehe nun auf die Ansichten von Bütschli, Sazepin, vom Rath und Bourne etwas ein. Mit Bütschli und Sazepin stimme ich darin überein, daß die proximalen Zellen nervöser Natur sind. Doch kann ich der Ansicht dieser beiden Autoren, daß die distalen Fortsätze dieser Zellen mit den distalen Sinneszellen in Verbindung träten, nicht

beistimmen, da ich öfter die Distalfortsätze der Proximalzellen zu einem Strang vereinigt deutlich zwischen der terminalen Gruppe hindurchlaufen und innerhalb des Sinneskegels endigen sah. VOM RATH erklärte die proximalen Zellen für fettkörperähnlich, was er damit begründete, daß ihre Größe und allgemeine Form mit der der typischen Fettkörperzellen übereinstimme. Ich halte diese Tatsachen jedoch nicht für ausreichend, um daraus die in Frage kommenden Zellen für Fettkörperzellen zu erklären, von denen sie sich morphologisch erheblich unterscheiden; es fehlt ihnen vor allem eingeschlossenes Fett und sonstige Reservestoffe. Daß etwa ihre Alveolen in lebendem Zustande mit Fett angefüllt seien, dafür habe ich keine Anhaltspunkte gefunden. Bei flüchtigem Zusehen ist eine gewisse Ähnlichkeit mit Fettkörperzellen ja nicht zu verkennen, doch das, was VOM RATH für Sekretkügelchen hielt, wird durch die Schnittflächen und Knotenpunkte der Wabenwände vorgetäuscht. Außerdem ist bedeutsam, daß die Nervenscheide (*ne.sch* in Fig. 9) auch diese Zellen umkleidet, wie schon SAZEPIN gefunden hat, was aber von VOM RATH nicht berücksichtigt wurde. In einer späteren Arbeit (1896) gab VOM RATH Resultate bekannt, die er mittelst der Chromsilbermethode bei *Glomeris* und *Polydesmus* erhalten hatte; daß nur distale Zellen und ihre Fortsätze imprägniert wurden, ist kein Beweis gegen die von mir vertretene Auffassung, da ja alle diese Silbermethoden sehr elektiv sind. Durch den Nachweis von zu- und austretenden Neurofibrillen an diesen Zellen ist jedoch der Nachweis ihrer nervösen Natur erbracht.

BOURNES Ansicht, die ich in der Literaturübersicht schon erwähnte, hat für diese Betrachtung insofern keinen Wert, als er die zellige Natur der in Frage kommenden Gebilde völlig verkannte.

Die mittleren Sinneszellen haben SAZEPIN und VOM RATH wohl gesehen, aber ihre Natur nicht erkannt. SAZEPIN hielt die Gesamtheit dieser Zellen für eine Fortsetzung des Nerven, er muß demnach überhaupt keine Kerne beobachtet haben, wie das auch aus seiner Fig. 22 hervorgeht. VOM RATH hielt sie für muskulöser Natur, da bei *Julus* und *Glomeris* gerade an dieser Stelle ein Muskel gefunden wurde. Ich konnte auch bei diesen zwei Gattungen einen solchen Muskel nicht finden, es müßte denn sein, daß VOM RATH die vier Längsmuskeln dafür genommen hätte. Aber diese sind ja auch bei *Polydesmus* in der Höhe der mittleren Sinneszellen noch vorhanden, wie aus Fig. 13 hervorgeht. Außerdem fand ich auch bei *Schizophyllum* (Julus) ganz dieselben Zellen.

Der weitere Verlauf der Terminalstränge ist etwa folgender. Eine kurze Strecke proximalwärts der Kegel sind keine Sinneszellen mehr

zu finden (Fig. 9); das konische Endstück der Ganglien besteht nunmehr nur noch aus Terminalfasern mit zwischengelagerten Stützzellen (*st.ze*). In diesem Teil des Ganglions sind alle Terminalfasern von gleichem Aussehen, zu welcher Art von Sinneszellen sie auch gehören mögen. Durch die faserartigen Stützzellen wird die Verfolgung ihres Verlaufs recht erschwert. Bis zum Eintritt in die Kegel sind alle Terminalfasern etwas geschlängelt und nehmen allmählich gegen das Ende hin an Durchmesser ab. Auf Querschnitten (Fig. 17) läßt sich ihr Verhalten genauer studieren. Nachdem sie mit ihrem Eintritt in die Kegel sich parallel angeordnet haben, ist von etwaiger fibrillärer Struktur in ihnen nichts mehr zu bemerken, sie erscheinen auf Quer- wie Längsschnitten homogen, röhrchenartig. Von der Mitte des Kegels distalwärts (Fig. 9 u. 18) verändern sie sich plötzlich, indem sie sich mit Kernfarbstoffen stark färben und dann auf Querschnitten nicht mehr röhrenartig erscheinen. Auf sehr dünnen Längsschnitten sieht man, daß sie spitzauslaufende, stäbchenartige »Stiftchen« darstellen, die den Terminalfasern aufsitzen und am Ende des Kegels, unterhalb seiner Öffnung, frei und zugespitzt endigen. Bei *Glomeris* (Fig. 21) ragt ein zentraler Strang solcher Stiftchen eine Strecke weit über die peripheren hinaus, welch letztere schon in der Höhe des Beginns der ovalen seitlichen Öffnung enden; die zentralen Stiftchen liegen in ganzer Ausdehnung frei innerhalb der ovalen Öffnung. Die Stiftchen sind etwa lanzettförmig und an ihrer Basis etwas dicker als der röhrchenartige Teil der Terminalfasern. Ich muß ausdrücklich hervorheben, daß ich nie eine Terminalfaser unterhalb des Kegels endigen sah. Die Zahl der Terminalfasern im Kegel, verglichen mit der Zahl der Sinneszellen, ist geringer; dies macht es wahrscheinlich, daß mehrere distale Sinneszellfortsätze sich zur Bildung einer einzigen Terminalfaser vereinigen; mit Sicherheit kann ich dies jedoch nicht behaupten, da wie oben gesagt, die eingestreuten Stützzellen die Erforschung dieser Verhältnisse sehr erschweren.

Die von Leydig, Sazepin und vom Rath erwähnten Endknöpfchen an den Kegeln, womit diese Autoren aus der Kegelöffnung hervorragende »Nervengebilde« meinen, konnte ich an gut fixierten Exemplaren nie wahrnehmen; jedenfalls dürfte die, in ungefärbtem Zustande starklichtbrechende Stiftchensubstanz, gegenüber welcher die Kegelwand an Schärfe zurücktritt, zu dieser Anschauung verleitet haben.

Was den chitinösen Teil der Kegel (Fig. 9, 18 u. 19 *cu*) betrifft, so besteht er überall nur aus Grenzhäutchensubstanz; die Wand ist an der Basis kaum 0,001 mm dick und wird gegen die Spitze zu noch

dünner. Auf Quer- und Längsschnitten nimmt man eine feine Querstreifung der Wand wahr, die den Eindruck macht, als sei das Chitin wabig gebaut. Außer dem Terminalstrang findet man in den Kegeln noch eine faserig-wabige kernlose Substanz, teils zwischen den Terminalsträngen, hauptsächlich aber an ihrer Oberfläche (Fig. 18, 19 u. 21). Sie stammt wohl von den Fortsätzen von beim erwachsenen Tier nicht mehr auffindbaren »trichogenen« Zellen.

Über die Stützzellen möchte ich noch folgendes bemerken:

Von Sazepin wurden »an der Stelle, wo die Zelle in den Nerven übertritt«, gemeint ist die Stelle, wo die Terminalfasern der distalen Zellengruppe aus dieser Gruppe heraustreten, »eigentümliche, spindelförmige, körnige Gebilde« wahrgenommen, die vom Rath für Stützzellen erklärte, die aus der Epidermis hervorgegangen seien. Am auffallendsten sind sie am Beginn der Terminalfasern (Fig. 9 *st.ze*), sie kommen aber auch innerhalb des Ganglions allenthalben zwischen den Sinneszellen vor (Fig. 9 u. Fig. 13 *st.ze*), bis herab zum Hauptnerven. Auf Querschnitten durch den distalen Teil des Ganglions bemerkt man höchst eigentümliche Gebilde (Fig. 17 u. 19 *chit.st.ze*), die ich für umgewandelte Stützzellen halte. Es sind dies stark lichtbrechende Körperchen von unregelmäßiger Form, teils länglich, geschlängelt, teils verästelt, deren Enden oft in eine plasmatische, färbbare Substanz übergehen. Manchmal reichen sie bis in die Kegel hinein; meist hören sie jedoch schon unterhalb derselben auf. Mittels Jod-Jod-kalium überzeugte ich mich, daß diese Gebilde aus Chitin bestehen. Sie liegen immer in der Mitte zwischen den Terminalfasern. Es scheint mir das Natürlichste zu sein, sie für Stützelemente zu halten.

b) Die Zapfen.

Unterhalb jeder Zapfengruppe (Fig. 9 z_7 u. z_6) bemerkt man bei *Polydesmus* eine scharf umschriebene Gruppe von Sinneszellen, die einen eigenen Nervenast enthält. Bei *Schizophyllum*, wo die Zapfen kranzförmig stehen, sind auch die Sinneszellen in der gleichen Weise unter ihnen verteilt und entsenden ihre proximalen Fortsätze in mehrere Nervenäste. Für den Bau und die Innervierung der Zapfen gilt dasselbe, was oben für die Zapfen von *Lithobius* beschrieben wurde; nur kann hier die Terminalfaser weiter in das Zapfenlumen hineinverfolgt werden. Etwas verschieden bezüglich des Verhaltens der Terminalfasern sind die dornartigen Zapfen am siebenten Fühlerglied von *Polydesmus* (Fig. 9 z_7). Die mehreren Sinneszellen angehörigen und kompakt zusammenliegenden Fasern weichen von ihrem Eintritt in den

Zapfen, unter Verdickung jeder einzelnen Faser, etwas auseinander; der ganze Faserstrang schwillt dadurch spindelförmig an, im Lumen selbst legen sich dann die Fasern wieder eng aneinander.

c) Die Borsten

waren im Allgemeinen bei allen von mir untersuchten Arten von gleichem Bau, nur bezüglich der Nervenendigungen ergeben sich kleine Unterschiede. Die Borsten haben eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen, die ich oben von *Scolopendra morsitans* beschrieb. Für *Polydesmus* (Fig. 22) gilt folgendes: Es findet sich an der Basis eine von Grenzhäutchen ausgekleidete, äußere Kammer (*äuss. Kam*), die sich nach innen in einen engen Porenkanal fortsetzt. Die massive Borste ist mittels einer Kuppelmembran (*km*) befestigt, die auf der distalen Seite der Borste tiefer entspringt, als auf der anderen, wo sie vom äußeren Rand der Borstengrube ausgeht. Die Kuppelmembran, und damit die Borsten, stehen also schief zur Längsachse der Antenne. Wie bei *Scolopendra* ist die Borste an der Basis schwach ausgehöhlt und der Terminalstrang *term.str.*) ist in dieser Aushöhlung festgeheftet. Meist ist nur eine trichogene Zelle (*trich.ze*) zu finden, deren Ende an die Kuppelmembran geht. Die zu den Borsten gehörigen Sinneszellen liegen unterhalb der Epidermiszellen und zwischen den Drüsenzellen zerstreut, was aus Fig. 11, Taf. III zu ersehen ist. Von einer ganglienartigen Gruppierung der Sinneszellen, wie sie z. B. bei *Scolopendra* vorkommt, ist selbst unterhalb der größten Borsten nichts zu bemerken. Die meisten Borsten der *Polydesmoidea* sind massiv, wie die oben beschriebenen. Die *Juloidea* besitzen fast ausschließlich Borsten, die bis zu ihrem Ende einen deutlichen Hohlraum haben; hier verhält sich denn auch die Nervenendigung anders. Die Terminalfaser tritt eine kurze Strecke weit ins Lumen ein und bildet dann plötzlich eine kompakte Anschwellung von gleichem Durchmesser wie das Lumen. Distal von dieser Anschwellung finden sich faserartige Reste der trichogenen Zelle.

d) Das „fingerförmige“ Organ von Polydesmus.
(Fig. 9 u. 23.)

Sazepin und vom Rath vermuteten übereinstimmend, daß dies ein Sinnesorgan sei, da ersterer einen Nerven zu ihm treten sah, dessen Ursprung er jedoch nicht ermittelte. Im Inneren des Organs befänden sich spindelförmige Zellen mit ovalen Kernen, deren Endfasern 0,008 mm vor der Cuticula endigten. Die »Basalregion« unterhalb der Zellen sei reich an Pigment.

Es gelang mir an guten Schnitten, den Bau des Organs eingehender

zu studieren. Zunächst läßt sich sein Nerv (Fig. 9 ne_2) bis zu seinem Ursprung vom Hauptstamm verfolgen, was proximal von dessen Verteilung geschieht, unweit des Ursprungs desjenigen Seitenastes, der die Zapfen des siebenten Gliedes versorgt. Auf Querschnitten sind beide Nerven immer nebeneinander zu finden (Fig. 13 ne_1, u. ne_2).

Das Organ selbst (Fig. 23) besteht aus einer distal konkaven und proximal konvexen Ausstülpung der Cuticula und zwar lassen sich alle drei Lagen derselben gegen die Kuppe des Organs verfolgen. Innen- und Außenlage schwinden allmählich, so daß die Kuppe nur noch aus Grenzhäutchensubstanz besteht. Unterhalb des Organs buchtet sich die Basalmembran der Epidermis etwas ins Innere der Antenne vor. Die Sinneszellen (Fig. 23 *sze*) sind nicht spindelförmig, sondern eher länglich, birnförmig; ihr Kern ist ziemlich chromatinreich, kuglig, nicht oval, wie SAZEPIN angibt. Im homogenen Plasma lassen sich deutlich Fibrillen (*fi*) erkennen, die am Distalende der Zellen auf etwa 0,002 mm Länge stärker färbbar sind und eine Art Stäbchensaum (*stb.s*) bilden. Es scheint mir sicher, daß die Fibrillen mit den Stäbchen in Zusammenhang stehen; dagegen gelang es nicht, den direkten Zusammenhang der Nervenfasern des zutretenden Nerven mit den Sinneszellen nachzuweisen. Der Nerv tritt etwas proximal von dem Organ durch die Basalmembran, und seine Fasern breiten sich unterhalb der Sinneszellen aus. (In Fig. 23 ist der Abstand zwischen den Sinneszellen und der Basalmembran absichtlich etwas zu groß gezeichnet, um den Verlauf der Fasern zu verdeutlichen; da der nur wenige μ dicke Nerv sich plötzlich auf einen vielfach größeren Raum verbreitet, sind seine Bestandteile auf Quer- und Längsschnitten natürlich schwierig zu sehen). Da ich nie auch nur eine Andeutung eines Proximalfortsatzes der Sinneszellen fand, so halte ich mich zu der Annahme berechtigt, daß es sich um morphologisch unipolare Zellen handelt, wie ich ähnliche für einen Teil der distalen Sinneszellen der Kegelganglien festzustellen glaubte, daß also diese Zellen nur einen terminalen Fortsatz besitzen, der an irgend einer Stelle eine proximal gerichtete Faser rückläufig zum Nerven entsendet.

Die Epidermiszellen (*ep.ze*) erstrecken sich soweit in das Lumen hinein, als die Außen- und Innenlage der Cuticula reichen; ebensoweit reicht das körnige, schwarze Pigment (*pigm*), das ja bei den Chilognathen überall in den Epidermiszellen liegt. Eine Anhäufung von Pigmentkörnchen findet sich an der Basis der Sinneszellen. Zwischen den Sinneszellen selbst tritt Pigment ebensowenig auf, als etwa Stützzellen oder Zellen, die mit trichogenen übereinstimmten.

e) Die Funktion der Organe.

a) Die Borsten.

Daß die typischen Borsten dem mechanischen Sinne dienen, bedarf keines weiteren Beweises; nur wird je nach ihrer Stellung die Herkunft des Tastreizes verschieden sein. Die Mehrzahl der Borsten dient zweifellos der Prüfung der Umgebung, andere sind dagegen äußeren Reizen gar nicht zugänglich, z. B. die an den Gelenkhäutchen oder die ihnen gegenüberstehenden kleinen Borsten des folgenden Glieds in Textfig. 1 (*Lithobius*). Diese müssen bei jeder Bewegung der einzelnen Glieder gegeneinander in bestimmter Zahl oder an bestimmten Stellen gereizt werden, d. h. sie vermitteln wohl dem Zentralorgan die Art und das Maß der Krümmung der Antennen und damit auch der Muskelkontraktion und sind deshalb in Parallele zu setzen mit den Sehnen- oder Muskelspindeln der höheren Tiere, Organe, die im Arthropodenmuskel bis jetzt noch nicht gefunden worden sind.[1] Eine ähnliche Funktion müßte man wohl auch den langen, am distalen, medialen Rand der Fühlerglieder von *Glomeris* sitzenden Borsten (Textfig. 12 b_1) zuschreiben, da sie bei einer bestimmten Winkelstellung der Glieder gereizt werden müssen.

Im Allgemeinen ist auf die Art der Reizübertragung bis jetzt wenig Wert gelegt worden; auch geht aus den Abbildungen vieler Autoren nicht immer hervor, wie man sich eine solche zu denken habe. Jedenfalls ist es von Wichtigkeit, die Endigungsweise des Terminalstranges zu kennen, zumal davon auch in gewissem Maße die Empfindlichkeit der betreffenden Borste abhängt. Aus den beiden vorhergehenden Abschnitten folgt, daß sich der Terminalstrang in den Tastborsten derjenigen Myriapoden, die hier zur Untersuchung kamen, ausnahmslos an seinem Ende mit dem chitinösen Teil der Borsten fest verbindet. Bei *Lithobius* konnte ich nachweisen, daß der Terminalstrang kurz vor seinem Ende an einer zweiten Stelle (*abschl.membr.* in Fig. 4) fixiert ist; hier kann die Reizung durch Dehnung dieses fixierten Teiles zustandekommen. Bei den übrigen Formen liegen die Verhältnisse nicht so klar, aber es ist zu vermuten, daß überall da, wo der Terminalstrang an seinem Ende festgeheftet ist, er auch irgendwo in seinem Verlaufe fixiert sein wird, da eine Reizung sonst schwer verständlich erscheint.

Eine andere Möglichkeit läßt sich bei den hohlen Borsten von *Scolopendra* (Fig. 5 *b*) vermuten; hier ragt der Terminalstrang frei

[1] Vgl. dazu: Doflein: Lebensgewohnheiten und Anpassung bei dekapoden Krebsen. Festschr. z. 60. Geburtstag von R. Hertwig. Jena 1910.

ins Innere der Borste. Er wird bei der Bewegung also von ihrer Wand berührt. Ähnliche Nervenendigungen (zum Teil mit sog. »Stiftchenkörpern«) fand HOCHREUTHER (1912 vgl. seine Abb. 15) bei *Dytiscus marginalis.* Ferner sah ZAWARZIN (1912) bei *Aeschna* und *Melonlontha* den Terminalstrang in Form eines Knöpfchens endigen und zwar etwas seitlich von der Borstenachse; ich kann mir in diesem Falle die Reizung nur so denken, daß durch senkrechten Druck von außen die Kuppelmembran, bzw. der basale Borstenrand, das Knöpfchen berührt.

b) Die Zapfen und Kegel.

Daß den typischen Zapfen Geruchsfunktion zukomme, darüber bestehen kaum Zweifel; ihre dünne Chitinwand bietet diffundierenden Gasen kein Hindernis. Nachdem schon SAZEPIN (1883) Versuche über das Riechvermögen der Chilognathen angestellt hatte, wies HENNINGS (1904) für gewisse Myriapoden einwandfrei nach, daß der Geruchssinn in den Antennen seinen Sitz hat. Für *Lithobius*, der außer Tastborsten nur Zapfen besitzt, ist damit die Geruchsfunktion letzterer wohl sicher dargetan. Der Schluß, daß die gleichgebauten Organe anderer Formen ebenso funktionieren, ist daher berechtigt. Bei *Scolopendra* finden sich nur wenige typische Zapfen, dagegen Organe, die morphologisch eine Zwischenstellung zwischen diesen und den Borsten einnehmen. Die Borsten *b* (Fig. 5), deren mechanische Reizübertragung ich oben beschrieb, können sicher auch chemisch gereizt werden, da ihre Chitinwand wenigstens teilweise dünn bleibt und die Nervenendigung nicht angeheftet ist. Für die sogenannten »herzförmigen Sinneskegel« desselben Tieres (*herz.sk* Fig. 5), darf man wohl ebenso zweierlei adäquate Reize annehmen (bewegliche Kuppelmembran und Befestigung des Terminalstranges einerseits, Durchbohrung des Organs und infolgedessen Zugänglichkeit für chemische Reize anderseits). Die letztgeschilderten Organe fasse ich als »Wechselsinnesorgane« im Sinne NAGELS (1894) auf, worunter dieser Autor Sinnesorgane versteht, »vermittelst deren mehrere Gattungen von Reizen normaler Weise wahrgenommen werden, oder mit anderen Worten: Apparate, die mehreren Sinnen zugleich als Organe dienen«. Selbstverständlich stellen diese Organe primitive Entwicklungsstufen dar, z. B. gegenüber den hochdifferenzierten, nur einen ganz speziellen Reiz zugänglichen Borsten oder Zapfen von *Lithobius*, die aus solchen primitiven Wechselsinnesorganen entstanden gedacht werden können.

Was die Sinneskegel der Chilognathen betrifft, so nennt sie SAZEPIN Geruchskegel, schreibt ihnen also von vornherein Geruchs-

funktion zu. Ich möchte jedoch annehmen, daß diese Organe mehreren Funktionen dienen, worauf schon ihr Bau hinweist. Ich habe im vorhergehenden Teil darauf hingewiesen, daß bei gestrecktem achten Gliede die Kegel die um sie herumstehenden Borsten überragen, daß sie aber auch vor Berührung dadurch geschützt werden können, daß das achte Glied durch die vier Längsmuskeln eingezogen wird. Da eine solche Einrichtung überhaupt vorhanden ist, und die Chilognathen mit den Sinneskegeln die Unterlage wirklich berühren können, wie VERHOEFF (1910/14) beschrieben hat, geht hervor, daß die Kegel auch Tastfunktion besitzen müssen. Doch könnte diese allein den komplizierten Bau dieser Organe nicht erklären. Die Oeffnung am Ende der Kegel und die freiliegenden Nervenendigungen weisen auch auf eine chemische Funktion hin, die von jener der Zapfen sich zum wenigstens dadurch unterscheiden muß, daß sie wohl intensiver ist und hauptsächlich dann eintritt, wenn Gegenstände von den Kegeln berührt werden. Man hätte also in den Zapfen allein Geruchsorgane für die Ferne, in den Kegeln aber Geruchs- bzw. Geschmacksorgane, die auch bei Berührung wirken. FOREL (1910) hat den Begriff des »Kontaktgeruchs« aufgestellt. Er versteht darunter »die Fähigkeit, beim direkten Kontakt die chemischen Eigenschaften eines Körpers«, sowie auch »die Fähigkeit den Raum und die Form seiner Objekte mittels des Geruchs zu erkennen.« FOREL begründet seine Annahme hauptsächlich durch seine Untersuchungen an Hymenopteren, von deren Antennen er sagt: »sie sind nach außengekehrte Geruchsorgane; sie ragen in den umgebenden Raum hinein und sind außerdem noch äußerst beweglich. Dies gestattet uns die Annahme, daß der Geruchssinn jener Geschöpfe weit mehr ein Raumsinn ist als der unsere, und daß die durch ihn erregten Empfindungen den Tieren Vorstellungen von Raum und Richtung geben dürften, die qualitativ von den unsrigen verschieden sind, so daß man diesen antennalen Geruchssinn mit Recht topochemischen Geruchssinn nennen kann«. Was für die beweglichen Antennen der Insekten gilt, hat für die Sinneskegel der Chilognathen insofern noch eine höhere Gültigkeit, als bei den Insekten der »Kontaktgeruch« auf zweierlei Organe verteilt ist, auf die Tastborsten und die Geruchszapfen (und Membrankanäle, wenn man diesen Geruchsfunktionen zuschreiben will, was noch keineswegs bewiesen ist), während bei den Chilognathen außer den Antennen im Allgemeinen, noch die Sinneskegel als spezialisierte Organe diesem »sechsten Sinne« dienen. Die Kegel sind die Organe des »Tastgeruches«.

Anschließend möchte ich der Arbeit von HENNINGS (1904)

über den Geruch der Myriapoden noch einige Worte widmen. HENNINGS stellt den Begriff der »Geruchsintensität« auf, den er folgendermaßen definiert: »ein Tier, das bei einer Länge von 1 cm für einen bestimmten Geruchsstoff die Geruchsweite« (damit ist die Entfernung gemeint, aus der ein Geruchsstoff zuerst wahrgenommen wird) »$^1/_2$ cm zeigt, besitzt ein ebenso gut funktionierendes Geruchsorgan, wie ein ihm nahe verwandtes Tier von 10 cm Länge, dessen Geruchsweite für denselben Geruchsstoff 5 cm beträgt. Ich möchte daher unter Geruchsintensität das Verhältnis der Geruchsweite zur Körperlänge verstehen«. Meines Erachtens ist die Folgerung von HENNINGS nicht ganz richtig, was sich an einem anderen Beispiel leicht zeigen läßt. Zwei Hunde derselben Rasse, ein junger und ein erwachsener, doppelt so großer, zeigen gewiß keinen nennenswerten Unterschied in der Geruchsschärfe, nach der Definition von HENNINGS müßte aber der erwachsene eine kleinere Geruchsintensität besitzen. Die »Geruchsintensität« besagt also nichts, dagegen ist die »Geruchsweite« wohl verwertbar zur Beurteilung des Geruchsvermögens. Diese in der Verbindung mit der Anzahl der Geruchszapfen betrachtet, würde eine Schätzung der Empfindlichkeit dieser Organe ermöglichen. HENNINGS gibt für *Polydesmus complanatus* und *Schizophyllum sabulosum* die Geruchsweite 3 bzw. 1,5 für Nelkenöl; da beide Tiere ungefähr die gleiche Anzahl von Geruchszapfen besitzen, so wäre als die Empfindlichkeit der Zapfen von *Polydesmus* gegenüber Nelkenöl doppelt so groß wie von *Schizophyllum*.

c) Das fingerförmige Organ von Polydesmus.

Über die Funktion dieses Organs sind bis jetzt keine Vermutungen ausgesprochen worden; der anatomische Bau läßt es möglich erscheinen, daß es sich um ein lichtempfindendes Organ handle. Alle Polydesmoidea sind augenlos, aber trotzdem lichtempfindliche Tiere, wie alle Chilognathen. Es ist also naheliegend nach einem Organ zu suchen, das ein Äquivalent für die wohlausgeprägten Augen der anderen Glieder dieser Tierklasse bietet. Zu diesem Zwecke unternahm ich einige Versuche, die, was ich gleich hervorheben will, ergaben, daß das fingerförmige Organ wahrscheinlich lichtempfindlich ist.

1) Ein *Polydesmus* wurde in einer flachen, runden Glasschale auf den Objekttisch des Mikroskops gebracht, das in einem verdunkelten Zimmer stand. Die Beleuchtungslampe wurde mit einem Pappkasten umgeben, so daß ihr Licht nur auf den Spiegel des Mikroskops fallen konnte. Die meisten Tiere laufen unter diesen Verhältnissen stets am Rande der Schale im Kreis umher, wobei ihnen deren Wand ge-

wissermaßen als Führung dient. Nun wurde der Kopf des Tieres von unten mittels des Lichtkegels des Abbeschen Beleuchtungsapparates belichtet und zwar wurde die Schale immer so gedreht, daß der Kopf nie aus dem Lichtkegel herauskam. Dies läßt sich bei einiger Übung leicht erreichen. Der Kopf des Tieres befand sich also, wenn dieses die innegehabte Bewegungsrichtung beibehielt, immer im Lichte. Nach wenigen bis zu 20 Sekunden, dreht sich das Tier plötzlich um und läuft nach der entgegengesetzten Richtung, worauf man denselben Versuch, natürlich unter der umgekehrten Bewegung der Glasschale wiederholen kann.

Amputiert man eine Antenne, oder auch nur die beiden letzten Glieder, so tritt keine Änderung im Verhalten des Tieres ein, auch nicht in seiner Fortbewegungsgeschwindigkeit; man kann also eine Schokwirkung, die gegen die Beweiskraft der Versuche eingewendet werden könnte, wohl ausschließen. Übrigens habe ich die Versuche mit demselben Resultate auch mit solchen Tieren ausgeführt, denen die Antennen einige Tage vorher abgeschnitten worden waren, und die im Übrigen ein normales Verhalten zeigten.

Nachdem beide Antennen amputiert waren, dauerte es viel länger, bis eine Reaktion eintrat, und die Umkehrung war auch viel weniger spontan und machte den Eindruck, als ob sie mehr zufällig geschehen sei.

In der folgenden Tabelle gebe ich eine Übersicht über die Reaktionsdauer bei drei Versuchen:

Versuch	Tier 1			Tier 2			Tier 3		
	Umkehrung nach Sekunden								
	Mit beiden Antennen a	Mit einer Antenne b	Ohne Antenne c	Mit beiden Antennen a	Mit einer Antenne b	Ohne Antenne c	Mit beiden Antennen a	Mit einer Antenne b	Ohne Antenne c
1	11	30	240	13	29	250	15	28	200
2	7	23	300	9	20	320	20	20	240
3	29	10	420	12	14	300	13	10	300
4	18	13	180	12	10	320	9	16	320
5	12	18	360	20	15	280	15	18	360
6	13	20	340				18	16	380

2) Der zweite Versuch bestand darin, daß ich sechs Tiere in eine Glasröhre setzte, deren untere Hälfte durch einen schwarzen Lackanstrich verdunkelt war. Die Öffnung wurde mit einem Deckgläschen

verschlossen und die Röhre mit der Längsachse dem einfallenden Licht parallel auf einen Tisch, in der Nähe des Fensters gelegt. Nach 5 bis 10 Minuten hatten die Tiere, wenn sie im Besitz beider Antennen waren, sich sämtlich innerhalb des verdunkelten Teiles der Röhre gesammelt und zwar im äußersten Ende, wohin die wenigsten Lichtstrahlen gelangen konnten. Nach Amputation einer Antenne war kein Unterschied zu bemerken. Nach Amputation beider dagegen blieben die Tiere stundenlang im hellen Teil der Röhre und wenn sie auf ihren Wanderungen zufällig in den dunklen Teil kamen, so hielten sie sich darin nicht länger auf als im nicht verdunkelten, zeigten also kein Verhalten, das darauf hätte schließen lassen können, daß sie überhaupt lichtempfindlich wären.

Reserve-Lazarett Rastatt, Mai 1915.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1898/99. Attems, C. Graf, System der Polydesmiden. Denkschr. math. nat. Kl. K. K. Akad. d. Wiss. I. Teil, S. 186, II. Teil, S. 262.

1885. Bourne, Gilbert C, The anatomy of Sphaerotherium. Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. 19. pag. 161—173.

1883. Bütschli, O. Über die nervösen Endorgane an den Fühlern der Chilognathen und ihre Beziehungen zu denen gewisser Insekten. Biolog. Centralblatt. Bd. 4, S. 113—116.

1897. Dubosq, O., Système nerveux sensitif des Tracheates (Orthoptères, Chilopodes). Arch. Zool. expérim. et gén. (3). Tom. 5. p. 401—416.

1910. Forel, Aug., Das Sinnesleben der Insekten. Übersetzt von Maria Semon. München, Ernst Reinhardt.

1880. Hauser, G., Physiologische und histologische Untersuchungen über die Geruchsorgane der Insekten. Zschr. f. wiss. Zool. Bd. 34. p. 367—403.

1904. Hennings, C., Geruch und Geruchsorgane der Myriapodon. Biolog. Centralbl. Bd. 24. S. 274—283.

1912. Hochreuther, Rud., Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper. Zschr. f. wiss. Zool. Bd. 103. S. 1—114.

1911. Kapzov, Serge, Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula der Insekten. Zschr. f. wiss. Zool. 98. S. 297—337.

1883. Kraepelin, Karl, Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Eine historisch-kritische Studie. Programm des Johanneums Hamburg.

1880. Latzel, Robert, Die Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie. Wien Alfred Hölder.

1860. Leydig, Franz, Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 265—314.

1886. — —, Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. 9. Jahrg. S. 284—291, S. 308—314.

1889. Lubbock, Sir John, Die Sinne und das geistige Leben der Tiere, insbesondere der Insekten. Übersetzt von William Marshall. Leipzig, F. A. Brockhaus.

1892. Nagel, Willibald, Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen, Pietzker. S. 67.

1894. —, —, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. Zool. Heft 18.

1886. vom Rath, Otto, Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. Inaug.-Diss. Straßburg. S. 31.

1886. — —, —, Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27. S. 419—437.

1888. — —, —, Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. S. 413—454.

1894. — —, —, Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. Ber. der naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. 9. S. 137—164.

1896. — —, —, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Zschr. f. wiss. Zool. Bd. 61. S. 499—540.

1905. Röhler, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 22.

1888. Ruland, Franz, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane bei Insekten. Zschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. S. 602—628.

1884. Sazepin, Basile, Über den histologischen Bau und die Verteilung der nervösen Endorgane auf den Fühlern der Myriopoden. Mem. de l'Acad. des Sc. de St. Petersbourg. (7). T. 32.

1903. Schenk, Otto, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 17. S. 573—618.

1902/08. Verhoeff, K. W., Myriapoda (Chilopoda). Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 5. 2. Abt.

1904. —, —, Mitteilungen über die Gliedmaßen der Gattung Scutigera. Sitz. der Ges. naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1904. S. 198—236.

1905. —, —, Zur Morphologie, Systematik und Hemianamorphose der Scutigeriden. Sitz. Ber. der Ges. naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1905. S. 1—60.

1910/15. —, —, Die Diplopoden Deutschlands. Leipzig, C. F. Winter.

1913. —, —, Zwei neue Gattungen der Trachyzona n. superfam. der Ascospermophora. Zool. Anz. Bd. 42. S. 125—143.

1912. Zawarzin, Alex, Das sensible Nervensystem der Aeschnalarven. Zschr. f. wiss. Zool. Bd. 100. S. 245—286.

1912. —, —, Über das sensible Nervensystem der Larven von Melolontha vulgaris ebda. Bd. 100. S. 447—458.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen auf den Tafelfiguren.

abschl.membr, Abschlußmembran im Porenkanal.
amp. Ampulle des Drüsenausführgangs.
art, Arterie.
au.l, Außenlage der Cuticula.
äuss.kam, äußere Kammer des Porenkanals.
bas.membr. Basalmembran.
blut.ze, Blutzelle.
chit.kan, die Cuticula durchsetzende feinste Kanälchen.
chit.st.ze, Chitinisierte Stützzelle.
cu, Cuticula.
dist.sze, Distale Sinneszelle im Kegelganglion der Chilognathen.
dr.ausfg, Drüsenausführgang.
dr.p, Drüsenporus.
dr.ze, Drüsenzelle.
dupl., Duplikatur.
ep.ze, Epidermiszelle.
fi, Nervenfibrille.
fing.org, Fingerförmiges Organ von Polydesmus.
gel.h, Gelenkhäutchen zwischen den Fühlergliedern.
gr.h, Grenzhäutchen der Cuticula.
gr.lin, Grenzlinien der Cuticulafelder.
häut.haar, Häutungshaar.
herzf.sk, Herzförmiger Sinneskegel von Scolopendra.
i.l, Innenlage der Cuticula.
k, Sinneskegel der Chilognathen.
kan, Chitinkanälchen.
km, Kuppelmembran.
kr, Chitinkragen um die äußere Mündung des Porenkanals.
mittl.sze, Mittlere Sinneszelle des Kegelganglions.
mu, Muskel.
n, Zellkern.
nc, Nucleolus.
Ne, Hauptnerv der Antenne.
ne, Seitenäste des Hauptnervenstammes.
ne.sch, Nervenscheide, Neurilemm.
pigm, Pigment.
por.kan., Porenkanal.
prox.forts, Proximaler Fortsatz der Sinneszelle.
prox.sze, Proximale Sinneszelle des Kegelganglions.
sekr, Drüsensekret.
stb.s, Stäbchensaum im fingerförm. Organ von Polydesmus.

sti, Stiftchen der Terminalstränge in den Sinneskegeln.
st.ze Stützzelle.
sze, Sinneszelle.
sze.gr, Sinneszellengruppe, Ganglion.
term.forts, Terminalfortsatz der Sinneszelle.
term.str, Terminalstrang der Sinnesorgane.
tr, Trachee.
trich.ze, Trichogene Zelle.
z, Sinneszäpfchen. (Die anhängenden Zahlen geben das Glied an, auf dem die Zapfen stehen.)

Tafel I.

Fig. 1. *Lithobius forficatus* L. Längsschnitt durch zwei mittlere Fühlerglieder in der Richtung $A-B$ der Fig. 2. Zeiß DD. oc. 2. Aus mehreren Schnittserien kombiniert.

Fig. 2. *Lithobius forficatus* L. Querschnitt durch ein mittleres Fühlerglied in der Richtung $A-B$ der Fig. 1. Zeiß DD. oc. 4.

Fig. 3. *Lithobius forficatus* L. Drei Drüsenzellen mit Ausführgang im Längsschnitt Zeiß Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Fig. 4. *Lithobius forficatus* L. Eine Borste und ein Zapfen aus dem Schnitt der Fig. 1. Zeiß Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Fig. 5. *Scolopendra morsitans* L. Längsschnitt durch Teile eines basalen Fühlergliedes. Zeiß Imm. 2mm. Komp. oc. 8.

Fig. 6. *Scolopendra morsitans* L. Tangentialschnitt von einem basalen Gliede. Zeiß Imm. 2mm. Komp. oc. 8.

Tafel II.

Fig. 7. *Scutigera coleoptrata* L. Querschnitt durch das Schaftorgan. Zeiß Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Fig. 8 *Scutigera coleoptrata* L. Querschnitt durch das Fühlerschaftglied in der Höhe des Schaftorgans. Zeiß DD oc. 4.

Fig. 9 *Polydesmus complanatus* Latz. Längsschnitt durch die drei letzten Fühlerglieder. Zeiß DD. oc. 2.

Fig. 10. *Polydesmus complanatus* Latz. Längsschnitt durch einen Drüsenausführgang. Zeiß Imm. 2mm Komp. oc. 18.

Tafel III.

Fig. 11. *Blaniulus guttulatus* Bose-Gervais. Tangentialschnitt vom fünften Fühlergliede. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Fig. 12. *Schizophyllum sabulosum* Latz. Querschnitt durch das siebente Fühlerglied in der Höhe der Terminalstränge der Sinneskegelganglien. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 8.

Fig. 13. *Polydesmus complanatus* Latz. Schiefer Querschnitt durch die Ganglien der Sinneskegel, etwa in der Höhe der mittleren Sinneszellen (Fig. 9). Es sind alle drei Arten von Sinneszellen getroffen. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 6.

Fig. 14. *Polydesmus complanatus* Latz. Eine basale Sinneszelle des Kegelganglions Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 18.

Fig. 15. *Polydesmus complanatus* Latz. Eine kleinere distale Sinneszelle eines Kegelganglions. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Fig. 16. *Polydesmus complanatus* Latz. Eine größere distale Sinneszelle aus einem Kegelganglion. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 18.

Fig. 17. *Blaniulus guttulatus* Bosc-Gervais. Querschnitt durch das achte Fühlerglied in der Höhe des Kegelhöckers. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Fig. 18. *Polydesmus complanatus* Latz. Querschnitt durch den basalen Teil eines Sinneskegels. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Fig. 19. *Schizophyllum sabulosum* Latz. Querschnitt durch das letzte Drittel eines Sinneskegels. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Fig. 20. *Polydesmus complanatus* Latz. Ein einzelner Terminalstrang eines Sinneskegels, etwas schematisiert. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Fig. 21. *Glomeris marginata* Vill. Ein Sinneskegel im optischen Durchschnitt. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Fig. 22. *Polydesmus complanatus* Latz. Ein Stück der Cuticula im Längsschnitt mit Borste. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 8.

Fig. 23. *Polydesmus complanatus* Latz. Längsschnitt durch das fingerförmige Organ. Zeiß. Imm. 2mm. Komp. oc. 12.

Die Symbionten der Blattiden im Fettgewebe und Ei insbesondere von Periplaneta orientalis.

(Aus dem zool. Institut, München.)

Von

Helene Fraenkel.

Mit Tafel IV und V.

Einleitung:

Symbiose mit Bakterien bei Pflanzen und Tieren.

Jahrzehntelang wurden die in Tieren oder in Pflanzen lebenden Bakterien als Krankheitserreger betrachtet, bis gefunden wurde, daß die Bakterien, die in den Wurzeln der Leguminosen leben, nicht nur eine nicht schädliche, sondern sogar eine die Pflanze fördernde Wirkung ausübten. Die Knöllchenbakterien der Leguminosen sind fähig, Stickstoff zu assimilieren und diesen ihren Wirten als Nährstoff zuzuführen. Doch kommt es hier durch eine zu zahlreiche Vermehrung der Symbionten leicht dazu, daß diese zu einer für die Pflanze pathogenen Form werden, dagegen schützt sich die Pflanze, sie wird immer gegen Mikroorganismen, die den gleichen oder einen geringeren Virulenzgrad besitzen als die bereits in der Pflanze vorhandenen unzugänglich, und es vermögen nur noch Bakterien höherer Virulenz in die Wurzeln einzudringen.

Ein zweiter Nährstoff, den die Bakterien den Pflanzen zuführen, ist die Kohlensäure; sie spalten die Exkremente von Tieren so, daß Kohlensäure frei wird, die dann direkt von den Pflanzen aufgenommen werden kann.

Im Tierreich ist Symbiose mit Bakterien weit verbreiteter als im Pflanzenreich, und zwar ist in manchen Fällen das Tier gar nicht imstande ohne Bakterien zu leben.

Um eine echte Symbiose mit Bakterien handelt es sich im Verdauungstrakt der Säugetiere. Für den Lebensprozeß namentlich der Pflanzenfresser sind die Bakterien unumgänglich notwendige Faktoren; sie allein sind imstande, die Verdauung der sonst unzugänglichen Cellulose herbeizuführen.

So finden sich im Pansen von Wiederkäuern Milchsäure- und Fäulnisbakterien; diese zersetzen die Cellulose in dem Maße, daß im Laufe der Verdauung über die Hälfte der eingeführten Cellulose unter Entwicklung von Kohlensäure und Sumpfgas verschwindet. Auf diese Weise nehmen die Bakterien dem Magen einen Teil der Verdauungsarbeit ab und erhalten dafür die durch den Spaltungsprozeß frei werdende Wärme als Energieäquivalent zugeführt.

Beim Pferd und beim Kaninchen vollzieht sich die Cellulose-Verdauung im Coecum. Zuntz stellte durch Experimente fest, daß der Darm des Kaninchens wohl selber Eiweißkörper, Fett und Stärke verdauen kann, daß aber zur Cellulosespaltung unbedingt Bakterien notwendig seien.

Ferner sind Versuche mit Hühnern gemacht worden in der Weise, daß ein Teil mit keimfreier, ein anderer Teil mit schmutziger Nahrung gefüttert wurde, und es zeigte sich, daß alle Tiere, die steriles Futter erhalten hatten, nicht gediehen und zugrunde gingen.

Weiterhin kommt durch Bakterien die Eiweißfäulnis im Darm zustande; jedoch sind nach neuen Forschungen die Bakterien dem Darm beim Abbau der Eiweißstoffe nur behilflich, nicht aber unbedingt notwendig; hier können sie leicht durch eine zu große Anhäufung pathogen werden und ihrem Wirt die schwersten Erkrankungen verursachen, so daß es in diesem Falle schwer ist, eine Grenze zwischen Symbiose und Parasitismus zu ziehen.

Während also das Zusammenleben von Bakterien mit Wirbeltieren sehr verbreitet ist, ist ihr Vorkommen bei anderen Tiergruppen nicht bekannt, und daher ist es von besonderem Interesse, daß auch unter den Insekten sich eine Gruppe findet, die Blattiden, bei denen eine echte Symbiose mit Bakterien vorhanden ist.

Blochmann fand bei seinen embryologischen Untersuchungen im Fettgewebe von *Periplaneta orientalis* stäbchenförmige Gebilde, von denen er annahm, daß es Bakterien seien; auch in den Eiern von *Periplaneta* und von *Blatta germanica* konnte er diese Lebewesen nachweisen; doch untersuchte er nicht weiter, um welche Art von Mikroben es sich hier handle; er hatte bereits den Gedanken, daß die Stäbchen vom Fettgewebe aus in die Eier einwanderten und so von der Mutter direkt auf den Embryo vererbt würden.

Blochmann fand auf Schnitten durch die Eier die Epithelzellen stets frei von Stäbchen; da er aber bei *Camponotus* auch in den Follikelzellen Bazillen gefunden hatte, so glaubte er, daß Analoges auch bei *Periplaneta* vorhanden sein müsse. Er untersuchte die Verbreitung

der Stäbchen in *Periplaneta* nicht weiter, stellte dagegen ihre Entwicklung in den abgelegten Eiern von *Blatta germanica* fest.

Cuenot, Henneguy und Prenant beobachteten ebenfalls die Stäbchen in *Periplaneta orientalis* und in *Blatta germanica*; sie erkannten bereits ihre äußere Ähnlichkeit mit Bakterien und gaben ihnen den Namen Bakteroide, machten jedoch keine weiteren Untersuchungen, ihre wahre Natur zu erforschen.

Erst Mercier stellte durch eingehende chemische Untersuchungen und durch Zucht in verschiedenartigen Kulturen fest, daß diese Lebewesen tatsächlich echte Bakterien seien, die sich durch Zweiteilung fortpflanzten; er gab ihnen den Namen *Bacillus cuenoti*. Er prüfte ferner aufs genaueste die Größenverhältnisse der Bakterien von *Periplaneta* nicht nur im parasitären Zustande, sondern auch bei frei lebenden Organismen in Kulturen unter verschiedenen Ernährungsbedingungen. Dabei fand er, daß die Bakterien der Kulturen bei ausreichender Ernährung 4—8 μ groß seien, daß dagegen ihre Größe in Hungerkulturen und im parasitären Zustande kleiner sei, sich nämlich nur auf 3—5 μ belaufe.

Bei seinen Ausführungen über die Verbreitung der Bacillen im Ei berief Mercier sich auf Blochmann; doch gab er an, er habe Follikelzellen mit Bakterien vollgestopft gesehen. In dotterreichen Eiern beobachtete er die Bacillen im Plasma selbst, konnte aber die Anfangsstadien des Eindringens durch den Follikel und die weitere Entwicklung in jungen Eiern nicht verfolgen.

Heymons begann seine Untersuchungen über die Entwicklung der Bakterien in *Periplaneta* und *Ectobia* mit der Embryonalentwicklung der Insekten, ließ aber ebenso wie vor ihm Blochmann die Stadien des Eindringens, die ganze Verbreitung im Eierstock, die Infektion selbst unberührt.

Buchner wies darauf hin, daß die Symbiose bei Blattiden von besonderem Interesse sei, weil im Gegensatz zu allen übrigen Insekten es sich hier um Infektion mit echten Bakterien handle, und daß es wichtig sei, die Art der Infektion selbst festzustellen. Auf seine Veranlassung entstand die vorliegende Arbeit.

Material und Technik.

Als Material benutzte ich frisch abgetötete weibliche Exemplare von *Periplaneta orientalis* und von *Blatta germanica*. Fettgewebe und Eierstöcke wurden in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert. Es gelang mir leider nicht, von *Periplaneta* Embryonen zu erhalten,

da die Kokons von gefangenen Tieren sich nicht zu entwickeln scheinen, von *Blatta germanica* bekam ich mehrere, da hier die Embryonalentwicklung im Mutterleibe beginnt. Ferner benutzte ich leidlich konserviertes Spiritusmaterial von exotischen Formen.

Als Fixierungsflüssigkeiten verwendete ich Sublimat und die Gemische nach PETRUMKEWITSCH, CARNOY und FLEMMING; mit den beiden ersten erzielte ich die besten Erfolge. Ich fertigte Totalpräparate vom Fettgewebe aller mir zur Verfügung stehenden Formen an und färbte sie mit Boraxcarmin. Die Schnittpräparate durch das Fettgewebe und die Eierstöcke färbte ich mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN unter Nachfärbung von Lichtgrün. Das Schneiden der alten dotterreichen Eier bereitete Schwierigkeiten, da sie sehr spröde waren; doch erzielte ich durch Aufkleben der Schnitte mit Collodium gute Resultate.

I. Vorkommen, Gestalt und Größe der Bakterien bei Periplaneta orientalis, Blatta germanica und einigen exotischen Formen.

Da mir außer den einheimischen Blattiden noch exotisches Material zur Verfügung stand, so kann ich MERCIERS und BLOCHMANNS Angaben in einigen Punkten ergänzen.

In allen etwa 14 verschiedenen von mir untersuchten Formen der Blattiden sind Stäbchen sowohl im Fettgewebe als auch in den Eiern und Embryonen vorhanden; doch differieren bei den verschiedenen Blattidenarten Anordnung und Größe ihrer Symbionten, so daß wahrscheinlich jeder Blattidenart eine Bakterienart zukommt.

BLOCHMANN hatte bereits gefunden, daß die Anordnung der Bakterien im Fettgewebe je nach den Arten variiere; während die Bazillen bei *Periplanata* in der Axialreihe des Fettlappens angeordnet seien, durchziehen sie die Fettlappen von *Blatta germanica* in 3—4 Reihen. Diese Angaben kann ich bestätigen.

Die primitivste Art der Anordnung der Bakterien fand ich im Fettgewebe einer exotischen Form, *Blatta aethiopica*; hier liegen die mit Stäbchen angefüllten Zellen ohne jede Gesetzmäßigkeit diffus verstreut. Da die Fettzellen bei den verschiedenen Blattidenarten denselben Bau besitzen, so ist die Art der Anordnung der Symbionten für die jedesmalige Bakterienart charakteristisch. Bei fünf Arten fand ich die Bazillen in den einzelnen Fettlappen in einer Axialreihe wie bei *Periplaneta* angeordnet, bei *Nauphoeta cinerea* fanden sich in jedem Fettlappen zwei Reihen; bei zwei weiteren Formen herrschte Übereinstimmung mit *Blatta germanica*. Eine ganz enorme Anhäufung von

Stäbchen besaß das mir vorliegende Material von *Homalo demas cruralis*; oft füllten sie hier die ganzen Fettlappen dicht gedrängt aus; doch ging die Verbreitung stets von der Mitte aus nach der Peripherie zu; dieser Zustand von besonders starker Entwicklung kann durch abnorm günstige Ernährungszustände hervorgerufen worden sein; denn nach MERCIERS Untersuchungen wird durch bessere Ernährungsverhältnisse eine Zunahme der Bakterien bedingt.

Da die Bakterien der von mir untersuchten Blattidenarten an Größe ganz beträchtlich variieren, so seien hier einige Daten angegeben.

	Fettgewebe	Ei	Embryo	
Blatta aethiopica	0,7 : 1,6			μ
Heterogomia aegyptiaca	0,2 : 5,3—9	2—3,2		,,
Epilampra grisea	0,7 : 2,6—3,4			,,
Nauphoeta cinerea	0,8 : 2,8			,,
Derocalymma stigmosa	0,8 : 5,9			,,
Platyzosteria armata	4,6	3,7		,,
Homalo demas cruralis	0,7 : 2,2	0,6 : 1,9	0,6 : 8,2	,,
Periplaneta orientalis	2,7—5,3	2,5—5		,,
Blatta germanica	1 : 2,6	1 : 2,5	1 : 3,2	,,

Außer diesen Formen stand mir noch Spiritusmaterial von fünf exotischen Arten zur Verfügung, deren Namen ich nicht ermitteln konnte; ihre Größe im Fettgewebe belief sich auf:

0,8 : 5,7; 0,7 : 4; 0,8 : 3,3 μ;
0,7 : 1,6; 0,8 : 2,5 μ.

Bei der letzten Art waren die Bakterien im Ei 0,7 : 2,2 μ groß.

So fand ich die Größe der Bakterien im Fettgewebe und im Ei von *Periplaneta* ungefähr übereinstimmend mit den Angaben von MERCIER, erhielt dagegen andere Daten als BLOCHMANN. Dieser hatte nämlich angegeben, daß die Größe der Bakterien von *Periplaneta* und von *Blatta germanica* dieselbe sei, nämlich 6—8 μ betrage. Ich konnte so große Individuen nicht feststellen, sondern erhielt für die Bakterien von *Blatta* 2,6—3,5 μ, für die von *Periplaneta* 2,5—5,3 μ, also bei weitem kleinere Maße.

Was die Größenangaben der Bakterien im Fettgewebe betrifft, so kann ich sie nur annähernd bestimmen, da ich nicht weiß, ob die Insekten sich zur Zeit der Abtötung in günstigen oder ungünstigen Ernährungsverhältnissen befunden haben, und wie weit die Bakterien dadurch beeinflußt waren. Jedenfalls fand ich die Angabe von MERCIER bestätigt, daß die Bakterien im Ei stets kleiner seien als die im Fettgewebe,

daß also im Ei die Lebensbedingungen für die Bakterien sich ungünstiger gestalteten. Dagegen beobachtete ich in den Embryonen eine bedeutende Größenzunahme; hier waren die Stäbchen oft zu langen Fäden angeordnet:

Was die Fortpflanzungserscheinungen betrifft, so konnte ich Teilungsvorgänge sowohl im Fettgewebe als auch in Eiern und Embryonen feststellen; doch waren die Fortpflanzungserscheinungen in jungen Eiern und in den Embryonen weit häufiger sichtbar als in alten Eiern.

II. Die Infektion des Eies von Periplaneta.

In der Nähe der Eiröhren findet oft eine Anhäufung von Fettzellen, die Bakterien enthalten, statt. Diese liegen dann häufig der Oberfläche dicht an; es scheint, als würden hier die Stäbchen aus den Fettzellen frei; in dichten Massen sind sie auf der Follikeloberfläche verbreitet; hier finden sie anscheinend einen für ihre Entwicklung besonders günstigen Boden; sie füllen auch die kleinste Höhlung dicht aus; das läßt sich an Schnitten durch die Oberfläche besonders gut beobachten; auch ganz alte Eier sind noch mit Bakterien bedeckt.

Bisher war noch stets die Frage offen gelassen worden, auf welche Weise und zu welcher Zeit die Bakterien in das Ei hineingelangen, die Frage der Infektion selbst.

Auf den meisten Schnitten durch das Fettgewebe sieht man die Bakterien regelmäßig in einer Axialreihe angeordnet. Auf Schnitten durch Fettzellen in der Nähe der Eiröhren sieht man jedoch häufig das Zentrum von Bakterien frei, dagegen eine Ansammlung an der Peripherie; wiederum auf anderen Schnitten liegen Bakterienhaufen zwischen Fettzellen und Eiröhren frei in der Leibeshöhle (Taf. IV, Fig. 1). Aus diesen Bildern kann man schließen, daß die Bakterien die axiale Anordnung in den Fettzellen aufgeben, nach der Peripherie wandern, die Fettzellen verlassen und sich durch die Leibeshöhle zu den Eiröhren begeben. Dieser Umstand berechtigt zu der Annahme, daß die Eier eine besondere chemotaktische Wirkung auf die Bakterien ausüben und daß wiederum die Bakterien dieser Anziehung folgen. Welcher Art die physiologischen Beziehungen zwischen Eiern und Bakterien sind, ist jedoch noch nicht bekannt, doch zweifellos sind solche Beziehungen vorhanden, da bei einer Symbiose stets sowohl Wirt als auch Gast gegenseitig einen günstigen Einfluß aufeinander ausüben; jedenfalls ist die Vererbung der Bakterien auf den Embryo für die Mikroorganismen selbst von größter Bedeutung, da alle Bacillen, die nicht übertragen werden, mit größter Wahrscheinlichkeit mit dem Insekt

zugrunde gehen und nur durch die Infektion die Bakterienart nicht ausstirbt, sondern im Gegenteil dauernd erhalten bleibt.

Die allerjüngsten Eier sind für die Bakterien noch nicht aufnahmefähig; wahrscheinlich liefern sie nicht die zur Erhaltung der Bakterien notwendigen Bedingungen, ohne selbst dabei in ihrer Entwicklung gehemmt zu sein. Hat aber das Ei eine ganz bestimmte Größe erreicht, dann ist auch der Nährboden für seine Symbionten geschaffen.

Die Größe der Eier zur Zeit der Infektion läßt sich ganz genau feststellen; zu dieser Zeit beträgt der Querdurchmesser 0,05—0,07 mm, der Längsdurchmesser 0,13 mm. Jetzt nehmen die Bakterien ihren Weg auf die Eiröhren zu; sie durchbohren die Follikelwand. Das Eindringen der Bacillen scheint ihrerseits ohne jede Anstrengung vor sich zu gehen; das erhellt daraus, daß sie beim Durchbohren der Follikelmembran ihre Gestalt nicht verändern (Taf. IV, Fig. 2). Sind die Bakterien in den Follikel eingedrungen, so schließt er sich sofort hinter ihnen.

Die Einwanderung der Bakterien findet, wie schon gesagt, auf einem ganz genau festgelegten Entwicklungszustand des Eies statt; doch ist nicht nur die Größe des Eies zur Zeit der Infektion eine ganz bestimmte, sondern auch die Zahl der eindringenden Bakterien ist eng begrenzt, auf eine kleine Zahl beschränkt. Ich zählte in ganz jungen Eiern, in denen eben die Infektion stattgefunden hatte, 15—25 Individuen (Taf. IV, Fig. 3); doch ist wahrscheinlich, daß einige von diesen schon auf Fortpflanzung im Ei zurückzuführen sind.

Nicht nur der Anfangspunkt des Eindringens, sondern auch der Endpunkt ist fixiert, und zwar fällt er auf dasselbe Entwicklungsstadium des Eies; nie konnte ich bei älteren Eiern ein erneutes Eintreten von Symbionten beobachten. So empfängt das Ei nur eine ganz minimale Anzahl von Bakterien; vielleicht spielt hier die Immunität des Eies eine Rolle, vielleicht wäre anderseits die Infektion mit einer großen Zahl von Symbionten für diese selbst ungünstig, da sie dann bei ihrer schon an und für sich enorm großen Entwicklungsfähigkeit in ihrer Ausbreitung beeinträchtigt werden würden.

Während Blochmann annahm, daß die Bakterien sich im Follikel selbst aufhielten, und Mercier diese Annahme als Tatsache bestätigte, kann ich diese Erscheinung nirgends finden; ich nehme an, daß Mercier seinen Befund einem oberflächlichen Schnitt durch das Ei verdankte. Ich fand im Gegenteil, daß die Bakterien den Follikel durchdringen, daß sie sich nie in ihm selbst aufhalten, daß nie eine Schädigung der Follikelzellen eintritt.

Bald nach ihrem Eintreten liegen die Symbionten in einer einreihigen Schicht zwischen Follikel und Eiplasma (Taf. IV, Fig. 4 u. 4a). Dann treten schnell hintereinander Teilungsvorgänge der Bakterien auf. Die Entwicklung der Symbionten hält Schritt mit der Größenzunahme des Eies: stets ist das ganze Plasma rings von einer dünnen Stäbchenschicht umgeben. Hier ist an Schrumpfungsbildern besonders deutlich, daß die Individuen nie in dem Follikel selbst, sondern stets zwischen Follikel und Eiplasma liegen.

Die Fortpflanzung der Bakterien erreicht jetzt ihren Höhepunkt; ihre Zunahme an Zahl wird bedeutend größer, als die Zunahme des Eiwachstums beträgt; die Stäbchen finden keinen Platz mehr in der ihnen vom Ei eingeräumten schmalen Schicht, sie konzentrieren sich in großen Massen zu beiden Seiten der Pole (Taf. IV, Fig. 5); auch hier ist auf Schnitten deutlich sichtbar, daß die Stäbchen nie in die Follikelzellen eindringen, sondern daß sie sich stets außerhalb derselben befinden (Taf. IV, Fig. 6).

Jetzt fängt das Ei bereits an, Dotter zu bilden, und immer noch findet eine stärkere Vermehrung der Bakterien statt; immer mehr lagern sie sich zu beiden Seiten der Pole an. Es ist merkwürdig, daß die Stäbchen sich vorerst an diesen Stellen konzentrieren, um sich dann erst an die prädestinierten Konzentrationsstellen, die Pole selbst, zu begeben. Dann findet hier eine noch stärkere Ansammlung statt, ehe es an den Polen selbst zur Infektion des Eies kommt.

An einigen Stellen beginnt das Häutchen, das Plasma und Bakterien trennt, sich aufzulösen (Taf. V, Fig. 7), während es an den Seiten des Eies noch intakt ist; die Bakterien wandern durch die so entstandenen Lücken diffus ins Ei ein. Das Häutchen löst sich immer weiter auf, immer mehr greift die Einwanderung um sich, bis alle Bakterien im Ei selbst liegen. Hier nimmt ihre Vermehrung noch dauernd zu, bis im Ei große Dotterschollen entstanden sind und das Ei eine Größe von 0,85 zu 0,28 mm erreicht hat. Jetzt steht die Fortpflanzung der Stäbchen still; sie umwachsen wohl die angrenzenden Dotterschollen, vermögen aber nicht, in das Eiinnere einzudringen (Taf. V, Fig. 8 u. 9).

Beim ausgewachsenen Ei bildet das Epithel eine ganz dünne Schicht und ist das Chorion ausgebildet; innerhalb desselben liegen an den Seiten nur ganz spärliche Stäbchen, und nur an den Polen befinden sich die Bakterienkomplexe; doch ist hier eine bedeutende Veränderung vor sich gegangen. Das Ei hat einen Querdurchmesser von 1,5 mm, einen Längsdurchmesser von 4 mm erreicht. Seine Längenausdehnung ist also ungefähr fünfmal so groß wie die desjenigen Eies,

bei dem die Bakterien das Maximum ihrer Entwicklung erreichten. Inzwischen hat nicht nur relativ, sondern allem Anschein nach auch absolut eine Verringerung der Bakterien stattgefunden. Ich habe in beiden Eiern Schnitte durch die Polmitten gemacht und gefunden, daß hier in dem alten Ei die Bakterienmasse nur ungefähr 0,8 von der in dem weit kleineren betrug. Und nicht nur ist die Zahl der Bakterien so verringert, sondern es hat auch eine Erschöpfung der Stäbchen in ihrer Größe stattgefunden. Das Optimum der Größe in den Eiern beträgt 5,3 μ, und hier ist das Minimum an Größe erreicht, kleiner als Mercier es bei Hungerkulturen gefunden hatte; hier haben die größten Individuen nur eine Länge von 1,5 μ (Taf. V, Fig. 10).

Mit diesem Stadium beginnt Heymons seine Untersuchungen; auch er fand unmittelbar vor der Embryonalentwicklung des Insekts die Anhäufungen von Bakterien an beiden Polen. Seine weiteren Resultate über die Ausbreitung der Bakterien während der Embryonalentwicklung seien hier kurz wiedergegeben: »Nach der Blastodermbildung fängt zunächst die Stäbchenansammlung des hinteren Pols an zu wandern; sie bewegt sich vom hinteren Pol in der Mittelachse des Eies nach vorn, wobei Dotterzellen, die in steter Vermehrung begriffen sind, zwischen die Stäbchen rücken; auch diese vermehren sich lebhaft, bis Dotterzellen und Bakterien zusammen zu einem voluminösen Organ geworden sind. Dies liegt nach der Umrollung im Zentrum des Eies, dorsalwärts vom Kopf des Embryos. Zur Vergrößerung des Organs trägt jetzt die inzwischen auch eingesunkene Stäbchenansammlung des vorderen Pols bei. Nach der Umwachsung des Dotters liegt das Organ, das den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht hat, inmitten des Mitteldarms, und es tritt nunmehr Rückbildung des Organs ein. Während sich die Kerne der Dotterzellen auflösen, wandern die Bakterien durch die Darmwand in den Fettkörper«.

Um noch einmal kurz meine Beobachtungen über die Infektion des Eies von *Periplaneta* zusammen zu fassen: die Bakterien verlassen in der Nähe der Eiröhren die Fettzellen und schlagen, wahrscheinlich infolge einer chemotaktischen Wirkung, ihre Richtung auf das Ei ein; in einem ganz bestimmten Entwicklungsstadium des Eies dringen sie in dasselbe ein; sie infizieren das Eiplasma zu einer genau fixierten Zeit an ganz genau prädestinierten Stellen. Daraus erhellt, daß hier eine bestimmte Gesetzmäßigkeit waltet, die für *Periplaneta* konstant ist. Die Infektion selbst erfolgt an den Polen und zwar dort an verschiedenen Stellen.

III. Die Infektion von Periplaneta im Vergleich mit der Infektion von Blatta germanica und einigen anderen Blattiden.

Die ersten Stadien des Eindringens und der Ausbreitung der Bakterien in jungen Eiern sind bei allen von mir untersuchten Formen übereinstimmend mit denen, die ich bei *Periplaneta* beobachtet habe. Immer findet das Eintreten der Bakterien in das Ei zu einem ganz bestimmten Zeitpunkt statt; stets ist die Zahl der Eindringlinge klein, eine ganz beschränkte. Nie liegen die Symbionten im Follikel selbst, sondern stets in einer Schicht zwischen Follikel und Plasma. Bei *Blatta aethiopica*, *Homalo demas cruralis*, *Epilampra grisea* und *Heterogomia aegyptiaca* findet eine Konzentration an beiden Polen statt und zwar in jüngeren Eiern als dies bei *Periplaneta* geschieht, zu einer Zeit, wo noch keine Dotterbildung stattgefunden hat; doch scheint hier die bedeutende Konzentration zu beiden Seiten der Pole, die bei *Periplaneta* der Anhäufung an den Polen selbst voranging, in Wegfall zu kommen.

Am stärksten konzentrieren sich die Bakterien an den Eipolen von *Heterogomia*, in erheblich stärkerem Maße, als es bei *Periplaneta* der Fall war. Etwas anders als die genannten Blattiden verhalten sich *Blatta germanica* und *Platyzosteria armata*; hier umgibt bald eine dicke Bakterienschicht das Eiplasma (Taf. V, Fig. 11). Bei *Blatta germanica* findet eine nur unbedeutende Konzentration am hinteren Pole statt.

Was die Infektion des Plasmas selbst betrifft, so verhalten sich *Homalo demas* und *Heterogomia aegyptiaca* anders als *Periplaneta*; anstatt durch Einwanderung der Stäbchen an einzelnen Stellen der Pole, gelangen sie hier durch einen Einfaltungsprozeß in das Ei. Sehr deutlich ist die Einfaltung schon bei jungen Eiern von *Homalo demas* zu sehen, tritt aber in größter Vollkommenheit bei *Heterogomia* zutage. Die Falten sind sehr lang, am längsten in der Längsachse des Eies; zu beiden Seiten werden sie kürzer und verlieren sich ganz allmählich (Taf. V, Fig. 12).

IV. Die Infektionsarten bei Blattiden verglichen mit denen anderer Insekten.

Šulc, Pierantoni und Buchner haben sich eingehend mit der Erforschung der Symbiose anderer Insekten beschäftigt und gefunden, daß es sich hier überall um Symbiose mit Pilzen handelt. Doch ist hier ebenso wie bei den Blattiden die Infektion für jede Art konstant nach Zeit, Ort und Modus.

Nach Buchners Untersuchungen findet die Infektion am frühesten bei *Camponotus* statt, wenn noch keine accessorischen Kerne, die schon frühzeitig in dem Eikern entstehen, gebildet worden sind.

Bei den Blattiden lag die Zeit der Infektion bei Beginn der Dotterbildung. Bei Aphiden, Cicaden und Cicadelliden treten nach Buchner die Pilze erst dann ins Ei ein, wenn schon viel Dotter vorhanden ist, bei den Aleurodiden kurz vor der Eiablage und bei einem Teil der Cocciden bei der Einreifung.

Ebenso wie bei *Blatta germanica* ist die prädestinierte Stelle der Infektion bei Aphiden, Aleurodiden, Cicaden und Cicadelliden ein Pol; bei den anderen Blattiden dagegen treten die Symbionten von beiden Polen her ins Ei ein, bei *Camponotus* auch von den Seiten aus. Bei den Cocciden ist für die Einwanderung der Pilze die Stelle, an der später die Mikropyle entsteht, konstant.

Bei den Blattiden und den meisten andern Insekten handelt es sich um eine Infektion mit einer einzigen Symbiontenart; doch machen die Psylliden und die Cicadelliden eine Ausnahme; hier wandern zwei verschiedene Pilzsorten ins Ei ein. Bei einer Aphide, die auf der Weide lebt, fand Buchner die merkwürdige Erscheinung, daß nicht Einzelindividuen, sondern Pilzkomplexe ins Ei übergehen und bei Aleurodiden, daß hier die Pilze nebst den Fettzellen, in denen sie leben, auf das Ei übertragen werden.

Nicht nur zeitlich und örtlich, sondern auch dem Infektionsmodus nach herrscht bei allen Arten eine große Gesetzmäßigkeit; wir sehen hier sehr primitive und wiederum auch sehr komplizierte Erscheinungen. In den einfachsten Fällen, wie bei den meisten Blattiden und bei *Camponotus*, wandern die Symbionten diffus in das Ei ein. Bei Aphiden läßt eine kleine ringförmige Zone am hinteren Pol die Pilze eintreten. Bei Cocciden und Cikaden buchtet sich das Plasma an einem Pole ein, und dann schließt sich hinter den Pilzen der Plasmaring. Bei Aleurodiden bildet das Ei einen Fortsatz, in den dann Pilzzellen zu liegen kommen; durch Einbuchtung des Infektionskanals gelangen die Pilzorgane ins Plasma. Einen sehr vollkommenen, komplizierten Infektionsmodus stellt der Einfaltungsprozeß bei *Homalo demas* und bei *Heterogomia aegyptiaca* dar.

Eine sehr eigentümliche Art von Pilzinfektion stellte Buchner bei den Anobien fest. Hier befindet sich zwischen Kaumagen und Mitteldarm eingeschaltet ein Kranz von Blindsäcken, deren Epithel Pilzsymbionten enthält, von denen stets einige in das Darmlumen treten und durch den Darm mit den Excrementen nach außen gelangen.

Die geschlechtsreifen Weibchen aber verlassen in großen Scharen den Wirt durch den Darm und verunreinigen überall die Umgebung der Geschlechtsöffnung, so daß bei der Eiablage ohne weiteres Pilze am Ei kleben bleiben, die dann von der jungen Larve wahrscheinlich durch den Mund aufgenommen werden.

Schluß.

So stellt sich heraus, daß alle Blattiden Bakterien besitzen, daß alle ihre Symbionten direkt auf ihre Nachkommen vererben; doch ist für jede Art die Größe der Bakterien charakteristisch ebenso wie ihre Anordnung im Fettgewebe. Jede Art hat ihren besonderen Infektionstypus; doch herrscht bei allen Blattiden eine große Gesetzmäßigkeit, betreffs der Zeit des Eintretens der Symbionten in die Eier; ferner sind bei allen Arten übereinstimmend die Pole die prädestinierten Stellen der Infektion. Diese beiden Punkte, ferner der Umstand, daß von allen Insekten sie allein Bakterien besitzen, ist ein Charakteristikum für die Gesamtheit der Blattiden.

Da die von mir untersuchten Blattiden sowohl aus der alten als auch aus der neuen Welt stammen und kein Grund vorliegt, weshalb sich jede Art von selbst gerade mit Bakterien hätte infizieren sollen, so ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß dieser Charakter von der Stammform der Blattiden auf alle jetzt noch lebenden Arten vererbt worden ist. Da es bekannt ist, daß eine Bakterienart je nach den Lebensbedingungen pleomorph sein, eine verschiedene Größe annehmen kann, so ist es möglich, daß die Größenunterschiede der Bakterien der einzelnen Blattidenspecies auf diesen Umstand zurückzuführen sind und daß nicht jeder Blattidenart eine andere Bakterienart zukommt. Doch brauchte es zur Erforschung dieser Annahme genauer experimenteller bakteriologischer Untersuchungen.

Ferner bleibt noch die interessante Frage offen, in welchen physiologischen Beziehungen hier Ei und Symbionten zueinander stehen; denn daß das Zusammenleben kein zufälliges, sondern für beide Teile ein nützliches ist, steht bei der strengen Gesetzmäßigkeit, die hier waltet, außer Frage.

Zum Schluß sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. v. Hertwig, in dessen Institut die vorliegende Arbeit gemacht wurde, für sein stetes Entgegenkommen zu danken. Zu ganz besonderem Dank bin ich Herrn Professor Dr. Buchner verpflichtet, von dem die Anregung zu dieser Arbeit ausging und der mir stets wertvolle Ratschläge erteilte und reges Interesse an meiner Arbeit zeigte.

Literaturverzeichnis.

BLOCHMANN: Über das regelmäßige Vorkommen von Bakterien ähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. In Zeitschr. f. Biologie Vol. 24. 1888.

DU BOIS-REYMOND, RENÉ: Physiologie des Menschen und der Säugetiere. Berlin 1908.

BUCHNER, PAUL: Studien an intracellulären Symbionten. In Archiv f. Protistenkunde 1912.

—, — Zur Kenntnis der Aleurodes-Symbionten. Sitzungsber. d. Gesell. für Morphologie und Physiologie in München 1912.

—, — Sind die Leuchtorgane Pilzorgane? In Zoolog. Anz. Bd. 45, Nr. 1.

—, — Über intracelluläre Symbionten bei Zucker saugenden Insekten und ihre Vererbung. In S. B. Ges. Morph. Physiol. München 1911.

—, — Neue Erfahrungen über intracelluläre Symbionten der Insekten. Naturwissenschaftl. Wschr. 1913.

BIEDERMANN, B.: Physiologie des Stoffwechsels. Im Handb. d. vgl. Physiol. Herausgegeb. von WINTERSTEIN, Jena 1911.

CUÉNOT: Etudes physiologiques sur les Orthoptères. In Arch. Biol. vol. 14. 1892.

HEYMONS: Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.

MERCIER: Recherches sur les bactérioides des Blattides. Arch. f. Protistenkunde vol. 9. 1907.

KOHL, F. G.: Die Hefepilze, ihre Organisation, Physiologie, Biologie und Systematik, sowie ihre Bedeutung als Gährungsorganismus. Leipzig 1908.

NERESHEIMER, E.: Über das Eindringen von Lankesterella spez. in den Froschblutkörper. Arch. f. Protistenkunde Vol. 16. 1909.

PRYLEWSKI: Die Bakterien und ihre Bedeutung im täglichen Leben. Goldap 1913.

ŠULC: Pseudovitellus und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. S. B. Böhmische Ges. Wiss., Prag 1910.

— Symbiotische Saccharomyceten der echten Cikaden ibid. 1910.

TÜMPEL, R.: Die Geradflügler Mitteleuropas. Eisenach 1901.

ZUNTZ, N.: Die Beziehungen der Mikroorganismen zur Verdauung. In »Die Naturwiss.« 1913.

München, im Januar 1919.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

1) Auswanderung der Bakterien aus den Fettzellen. 500 : 1.

2a) und b) Eindringen der Bakterien in das Eiepithel 1000 : 1.

3) Junges Ei kurz nach der Infektion 500 : 1.

4) Ausbreitung der Bakterien zwischen Follikel und Plasma 500 : 1.

4a) Dasselbe Stadium stärker vergrößert 1000 : 1.

5) Eine Polhälfte mit der Konzentration zu einer Seite des Pols 1000 : 1.

6) Dichte Ansammlungen der Bakterien zwischen den Follikelzellen 1000 : 1.

Tafel V.

7) Einwanderung der Bakterien ins Eiplasma 500 : 1.
8) Höhepunkt der Konzentration am Pol 500 : 1.
9) Umwachsung des Dotters durch die Bakterien 500 : 1.
10) Ansammlung am Pol im alten Ei 500 : 1.
11) Junges Ei von Blatta germanica 500 : 1.
12) Infektion vom Heterogomia-Ei durch Einfaltung 500 : 1.

Entwicklung der Pericardialdrüse von Anodonta cellensis (Schröt.).

Von

Dr. **G. Jaffé** (Marburg).

Mit 14 Figuren im Text.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über die Morphologie der Pericardialdrüse schnitt ich der besseren Übersicht halber auch junge Anodonten. Dabei fiel mir auf, daß die Pericardialdrüse und vor allem auch Teile des Pericards ein gegenüber den erwachsenen Tieren gänzlich anderes Bild zeigten. In der Literatur fand ich nur ganz spärliche Angaben über die Anlage und Entwicklung der Pericardialdrüse. So machte ich es mir zur Aufgabe, die Entwicklung dieses Organs zu untersuchen, zumal ich mir einigen Erfolg davon versprach, da die Frage, ob das Pericard der Lamellibranchiaten als sekundäre Leibeshöhle dem Cölom der Leibeshöhlenwürmer gleichzusetzen sei, noch immer nicht ganz entschieden ist. Mein Plan war eigentlich der, die exkretorischen Zellen der Cölomwand der Leibeshöhlenwürmer einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen, um sie mit der Pericardialdrüse näher zu vergleichen, aber gewisse Umstände nötigen mich, die Untersuchung fürs erste abzuschließen und die Untersuchung der Anneliden auf eine spätere Zeit zu verschieben.

Material und Methoden.

Zur Untersuchung wurden nur frische, am Fangort konservierte Unionen und Anodonten benutzt, die mit Flemmings Gemisch konserviert, in Paraffin eingebettet, in Serien von 5 μ geschnitten und mit Saffranin nach Harms oder mit Heidenhainschen Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin gefärbt wurden. Die kleineren Exemplare wurden im ganzen konserviert, die größeren geöffnet und die fraglichen Partien herausgeschnitten und konserviert.

Es ist mir eine angenehme Pflicht Herrn Geheimrat Prof. Dr. Korschelt für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im hiesigen zoologischen Institut und für die freundliche Unterstützung, die er der Arbeit angedeihen ließ, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Herrn Dr. Brück, der mir bereitwilligst seine Serien junger Muscheln zur Verfügung stellte, bin ich ebenfalls zu großem Dank verpflichtet.

Die Entwicklung und Anlage der Pericardialdrüse.

Die Pericardialdrüse findet sich bekanntlich bei den Lamellibranchiaten in zwei verschiedenen Formen und an zwei verschiedenen Plätzen. Bei einer Reihe von Tieren findet sie sich als drüsiger Belag der Vorhöfe, bei andern Arten liegt sie im vorderen Teil des Mantels beiderseits der Mantelnaht, in Verbindung mit dem Pericard. Bei einer ganzen Anzahl von Arten schließlich kommen beide Arten der Pericardialdrüse vor. Auf die Verteilung bei den einzelnen Arten einzugehen, ist hier nicht der Platz, es sei nur auf Grobbens ausführliche Arbeit, die durch Boltzmanns Untersuchungen noch ergänzt wird, hingewiesen. Es drängt sich hier die Frage auf: welches ist die primitivere Form dieses Organs? Meines Erachtens kann keine von beiden als besonders primitiv gelten, sondern die Pericardialdrüse ist entstanden aus excernierenden Zellen des Pericards, die schließlich an einem bestimmten Platze sich zu Organen verdichteten. Es ist wohl möglich, daß, wie Grobben annimmt, ein derartiger Überzug des Pericardiums mit excretorischen Elementen sich zuerst am Vorhof bildete, da ja das Vorhandensein der Vorhofspericardialdrüsen bei *Arca Noae* ein nicht zu leugnendes Argument darstellt. Anderseits ist es durchaus möglich, daß sich ursprünglich die Pericardialdrüse an den beiden erwähnten Stellen bildete und, wie sie bei *Anodonta* z. B. am Vorhof zu einem kaum sichtbaren, jedenfalls funktionslosen Rudiment zusammenschrumpfte, so bei den Formen, die keine Mantelpericardialdrüse zeigen, ganz verschwunden ist.

Über die allererste Anlage der Pericardialdrüse bin ich auf die Angaben Meisenheimers angewiesen. Meisenheimer gibt an, daß die Entwicklung bei *Dreissensia polymorpha* ziemlich spät stattfindet, und daß die Drüse sich direkt aus Zellen entwickelt, die in der Wandung von Vorhof und Pericard liegen. Seine Figuren 161, 162, 164 zeigen Zellen, die, soweit das zu beurteilen ist, auf dem Epithel des Pericards liegen. Nur in Fig. 163 scheinen mir die als Pericardialdrüsenzellen bezeichneten Zellen das Epithel selbst darzustellen. Eine 4 mm lange

Unio (Fig. 1), die ich untersuchte, zeigte mir ein anderes Bild. Im äußersten vorderen Winkel des Pericards, hauptsächlich auf der distalen Seite, fand ich ein typisch excretorisches Epithel, das die Pericardialwand darstellte. Das Plasma der Zellen nahm Säurefuchsin stark auf, zeigte eine Anzahl größerer und kleinerer Granula und auch einzelne Konkremente , wie sie in meiner Arbeit über die Morphologie der Pericardialdrüse beschrieben sind. An andern Stellen des Pericards konnte ich keine Abweichungen des Epithels von der Norm feststellen; es sei nur hervorgehoben, daß sich das Drüsenepithel des Pericards nicht auf die proximale Seite des Pericards hinzog. Eine Einbuchtung gegen den Mantel wies auf die spätere Einstülpung der Drüse hin.



Fig. 1.
Frontalschnitt durch das Pericard einer Unio von 4 mm Schalenlänge. Vergr. ZEISS Obj. dd, Comp. 8, gezeichnet mit ABBEschem Zeichenapparat. Vergr. 1 : 540, verkl. 4 : 5.

Die nächsten Bilder, Fig. 2 und 3, zeigen den äußeren vorderen Zipfel des Perikards einer 12 mm langen *Anodonta* in verschiedenen Schnitten. Hier hat bereits eine Einstülpung in den Mantel stattgefunden (siehe Fig. 2 u. 3a). Es ist deutlich auf den Schnitten die Falte, welche die KEBERsche Nebenhöhle des Pericards begrenzt, sichtbar, und diese bildet auch hier etwa die Grenze zwischen excretorischem Epithel und Pericardepithel. Weiterhin sehen wir aber, daß die KEBERsche Nebenhöhle recht in die Länge gezogen scheint, und daß sich so eine Einstülpung vom Pericard in den Mantel vorzubreiten scheint. Diese Einstülpung ist mit Zellen besetzt, deren Plasma Granula und Konkremente enthält, wie wir sie aus der Beschreibung der Pericardialdrüse von *Anodonta* bereits kennen gelernt haben. Auf dem Bilde in Fig. 2 ist noch auf das Vorhandensein excretorischer Zellen hinter der die KEBERsche Nebenhöhle begrenzenden Falte besonders hinzuweisen. Auffällig ist ferner, daß auch die proximale Wand des Pericards hier Drüsenzellen trägt, im Gegensatz zu der 4 mm langen Unio. Diese wie die folgenden Schnitte sind von vorn nach

hinten in horizontaler Richtung durch die auf den Rücken gelegte Muschel geführt.

Fig. 4 zeigt in geringer Vergrößerung den Komplex der Pericardialdrüse bei einer 3,5 cm langen *Anodonta*. Es fällt hier ohne weiteres im Vergleich zu erwachsenen Tieren die große Anzahl verhältnismäßig großer Hohlräume und das völlige Fehlen kleiner Drüsenschläuche auf. Bei einer erwachsenen *Anodonta* sieht man auf ein Gewirr feiner Löcher im Bindegewebe, die sich bei stärkerer Vergrößerung als Drüsenschläuche und Blutlakunen erweisen. Dazwischen liegen wohl einzelne große Hohlräume, die ausführenden Gänge der Drüse. Diese sind schon leicht an ihrem glatten Epithel zu erkennen. Hier habe ich schematisch die Verteilung von Drüsen und Deckepithel wiederzugeben versucht. Dicht hinter der Erweiterung des Pericards zur KEBERschen Nebenhöhle wird auf der distalen (im Bilde linken) Seite der Zellbelag unregelmäßig, was Dichte und Höhe anbelangt. Dieser excretorische Zellbelag setzt sich ohne Unterbrechung in die Gänge fort und findet sich ebenfalls in den angeschnittenen Hohlräumen. Auf der proximalen (im Bilde

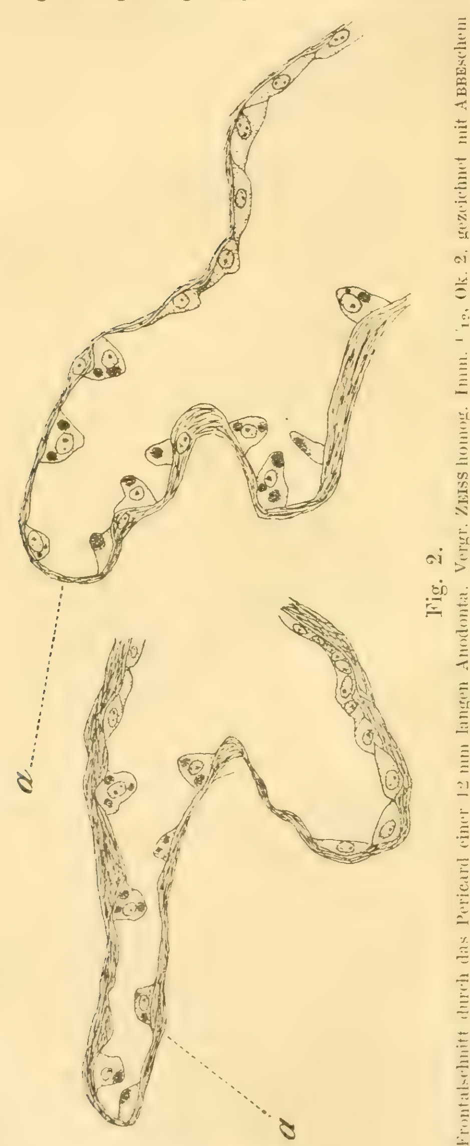


Fig. 2.
Frontalschnitt durch das Pericard einer 12 mm langen Anodonta. Vergr. ZEISS homog. Imm. 1/12, Ok. 2, gezeichnet mit ABBEschem Zeichenapparat 1 : 758, verkl. 4 : 5.



Fig. 3.
Dasselbe wie Fig. 2, verkl. 4 : 5.



Fig. 4.
Querschnitt durch das Pericard und einen Teil des Mantels einer 3,5 cm langen Anodonta. Vergr. ZEISS Obj. aa, Ok. 2, gezeichnet mit ABBEschem Zeichenapparat. Vergr. 1 : 70, verkl. 4 : 5.

rechten) Seite des Pericards liegen ebenfalls einzelne Drüsenzellen, jedoch in erheblich geringerer Anzahl. Es ist als Anlage der Drüse entschieden die distale Seite anzusehen, während die proximale Seite des Pericards sicher nur weniger an der Bildung der Drüse beteiligt ist. Wir finden ferner auf diesem Stadium noch kaum feinere, kleine Drüsenschläuche; die Ausstülpungen, die das Pericard in den Mantel treibt, sind verhältnismäßig stark, sie zeigen von vornherein ein weites Lumen.

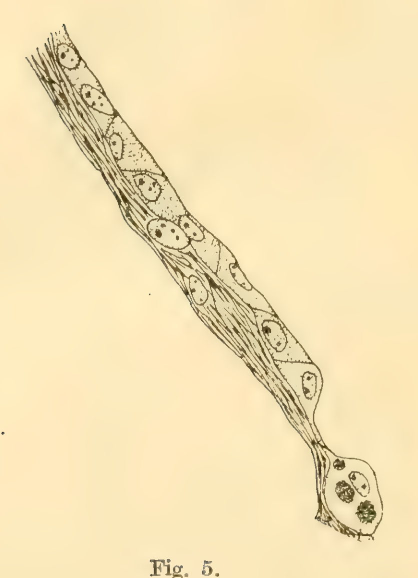


Fig. 5.

Teile der Pericardwand einer 3,5 cm langen Anodonta. Frontalschnitte. Vergr. ZEISS homog. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 2, gezeichnet mit ABBEschem Zeichenapparat. Vergr. 1 : 758, verkl. 4 : 5.



Fig. 6.

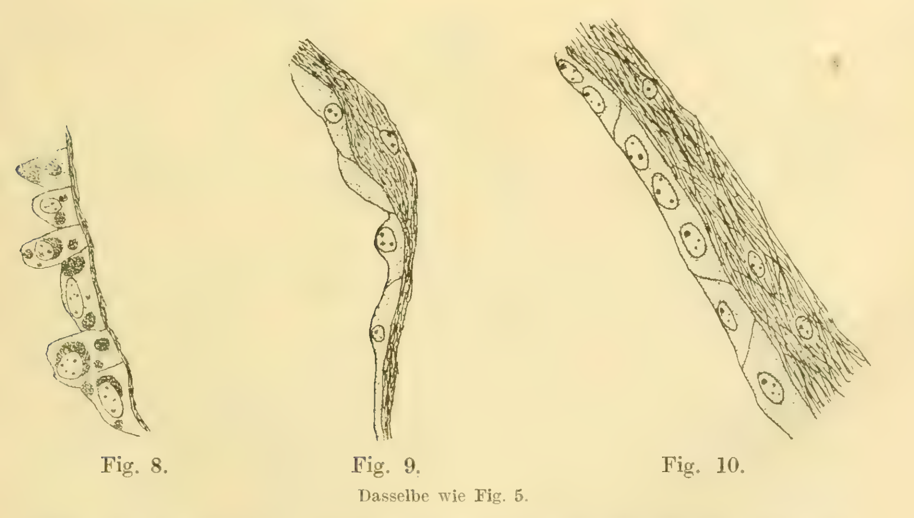
Dasselbe wie Fig. 5.

Von eben derselben *Anodonta* habe ich den Übergang des deckenden Epithels in das excretorische und die Auskleidung der KEBERschen Nebenhöhle in Fig. 5—10 darzustellen versucht. Fig. 5 zeigt einen Teil der distalen Wand des Pericards, die Falte, welche die KEBERsche Nebenhöhle begrenzt, ist angegeben. Das Epithel besteht aus flachen Zellen, die dicht aneinanderliegen. Direkt an der Falte sitzt bereits die erste Drüsenzelle, von ganz anderer Form als die Zellen des deckenden Epithels, mit mehreren Konkrementen. Fig. 6 zeigt die Fortsetzung. Die Pericardialwand ist dicht besetzt mit Drüsenzellen, deren Be-

sonderheit zu beschreiben sich erübrigt, da sie von den Zellen wie ich sie in meiner schon mehrfach erwähnten Arbeit beschrieben habe, sich nicht wesentlich unterscheiden. In Fig. 7 ist die Spitze der KEBERschen Nebenhöhle dargestellt. Hier liegt ein großer Hohlraum, dessen Wände von Drüsenepithel besetzt sind. Der Hohlraum ist nicht dargestellt, es handelte sich für uns ja nur darum, die KEBERsche Nebenhöhle und ihre Einstülpung und Öffnung in den Mantel zu zeigen. Fig. 8 zeigt nun einen Teil der proximalen Wand des Pericards in nächster Nachbarschaft, der in Fig. 7 mit *a* bezeichneten Stelle. Auch hier auf der proximalen Seite excretorisches Epithel, dicht aneinander schließende Drüsenzellen. Anschließend in Fig. 9 ein aus flachen, sehr lang gestreckten wohl auseinander gezogenen Zellen



Fig. 7.
Dasselbe wie Fig. 5.


Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10.
Dasselbe wie Fig. 5.

bestehendes Epithel, ein eigentliches Deckepithel und in Fig. 10 endlich dasselbe in ähnlicher Form wie in Fig. 5 das Deckepithel des Pericards.

Es ist hervorzuheben, daß zwischen den ersten drei Abbildungen dieser Reihe, Fig. 5—7, jeweils größere Stellen liegen, die ich, um Raum zu sparen, nicht mit gezeichnet habe, daß jedoch zwischen den Fig. 7—10 nur ganz geringe Partien ausgelassen sind. Also auch hier ein größerer Komplex des Pericards auf der distalen Seite mit excretorischen Zellen besetzt, als auf der proximalen. Auffällig ist vor allem hier die dichte Besetzung des Pericards mit Drüsenzellen, die völlig aneinanderstoßen, während in den späteren Drüsenschläuchen, sowohl beim ausgewachsenen, wie auch beim jungen Tier die dünne Bekleidung der Drüsenschläuche auffällt. Man wird förmlich zu der Auffassung gezwungen, daß von hier aus die Zellen in die Einstülpungen in den Mantel einwandern,



Fig. 11.

Frontalschnitt durch den Zipfel des Pericards einer 6 cm langen Anodonta. Vergr. wie Fig. 10, verkl. 4 : 5.

obwohl es mir nicht möglich war, Mitosen in größerer Zahl zu beobachten. Aber bei der Schwierigkeit, Muscheln in dieser geringen Größe zu bekommen, — ich konnte nur die wenigen angeführten Tiere erhalten — ist es wohl möglich, daß gerade meine Tiere sich in einem Stadium der Ruhe befanden, zumal ich Tiere in solch geringer Größe immer nur nach Überschwemmungen der Lahn, die im Herbst und Winter stattfinden, wenn sie von dem aufgewühlten Wasser angespült wurden, finden konnte. Sie sind also in der kalten Jahreszeit, in der der Stoffwechsel an sich weniger rege ist, gefangen und konserviert.

Schließlich seien verschiedene Eigentümlichkeiten 6 und 7 cm langer Anodonten besprochen. Fig. 11 zeigt den Zipfel der Keberschen Nebenhöhle, unten die distale, oben die proximale Seite, das Tier hatte 6 cm Schalenlänge. Auf der proximalen Seite liegt ein ausgebildetes Deckepithel, hinten auf der distalen Seite, ist ein flaches Plattenepithel

sichtbar, an das sich unvermittelt Drüsenepithel anschließt. Bei einem Tier von dieser Größe also noch excretorisches Epithel im Pericard. Fig. 12 stellt einen Gang ins Innere der Drüse bei demselben Tier dar. In den Gang setzt sich noch eine kleine Strecke weit das Deckepithel fort, es scheint an mehreren Punkten angehäuft. Einzelne Mitosen waren zu beobachten. Aber auch von diesen Tieren gilt das schon oben gesagte, sie sind im Laufe der kalten Jahreszeit gefangen und konserviert.

Fig. 13 stellt einen Gang ins Innere der Drüse bei einer 7 cm langen *Anodonta* dar. Aus der Vergleichung der Fig. 12 u. 13 geht ohne weiteres hervor, wie viel weiter sich bei dem 7 cm langen Tier schon das Deckepithel ins Innere der Drüse zieht. Auf Fig. 12 war es möglich noch einen Teil des Pericardialepithels mitzuzeichnen, — die letzte Erweiterung ist die Mündungsstelle des Ganges ins Pericard, — während auf Fig. 13 dies nicht mehr möglich war, vielmehr bereits ein größerer Teil des ersten Verlaufs des Ganges fortgelassen werden mußte. Das Epithel ist etwa das gleiche wie in Fig. 12, wie auch ganz plötzlich und unvermittelt das Epithel der Drüse beginnt.

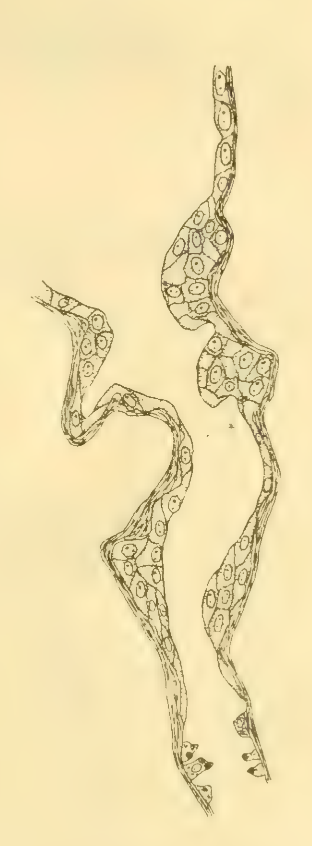


Fig. 12.
Öffnung eines Drüsenganges ins Pericard des gleichen Tieres wie Fig. 11. Vergr. wie Fig. 10, verkl. 4 : 5.

Fig. 14 endlich zeigt die Öffnung eines Ganges ins Pericard bei dem gleichen Tier, ein großer Haufen von Plattenepithelzellen liegt dort, leider war gerade an dieser zur Darstellung sonst sehr geeigneten Stelle keine Mitose vorhanden, während sonst bei diesem Tier Mitosen der Plattenepithelzellen häufig sich fanden.

Zusammenfassend wäre also festzustellen, daß sich die Drüse zuerst in Gestalt eines Belages von excretorischen Zellen im Pericard vorfindet. Diese Zellen stellen da, wo man sie antrifft, das eigentliche Pericardepithel dar und ruhen mit ihrer Basis nicht auf anderen Epithelzellen, sondern auf einer dünnen Schicht Bindegewebe. Der Zellbelag ist einschichtig. Bei einer 4 mm langen Unio deutet eine seitliche Einbuchtung schon auf spätere Einstülpung in den Mantel hin: Die

Anlage der Drüse findet sich im vorderen distalen Teil des Pericards. 12 mm lange Anodonten zeigen am vorderen Ende der KEBERschen Nebenhöhle lange zipflige Fortsetzungen, die sich in den Mantel hinein

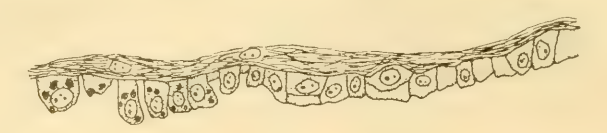




Fig. 13.
Gang der Drüse einer 7 cm langen Anodonta. Vergr. wie Fig. 10, verkl. 4: 5.



Fig. 14.
Gang der Drüse des gleichen Tieres. Vergr. wie Fig. 10, verkl. 4: 5.

erstrecken. Diese Fortsetzungen stellen den Beginn der Einstülpung der Pericardialdrüse in den Mantel dar. Der Drüsenbelag des Pericards setzt sich auf der distalen Seite noch über die KEBERsche Nebenhöhle nach rückwärts fort, während auf der proximalen Seite die Grenze durch die die Nebenhöhle nach hinten abschließende Falte gegeben ist.

Bei einer *Anodonta* von 3,5 cm Länge ist bereits eine stärkere Einstülpung in den Mantel zu verzeichnen. Man findet im Mantel ein System von weiteren Hohlräumen, die mit excretorischen Epithel ausgekleidet sind. Das Gewirr feiner Drüsenschläuche ist noch nicht vorhanden. Eine histologische Untersuchung des Pericards zeigt, daß hier das deckende Epithel des Pericards unvermittelt in das Epithel der Pericardialdrüse übergeht. Die Drüsenzellen stehen sehr dicht zusammen. Auf der distalen Seite ist die Wand des Pericards ein beträchtliches Stück weiter mit Drüsenzellen besetzt als auf der proximalen. Jedoch hat deutlich der excretorische Zellbelag hier auch auf die proximale Wand übergegriffen. Der excretorische Belag im Pericard ist sehr dicht, es scheint hier ein Vegetationspunkt der Drüsenzellen vorzuliegen. Anodonten endlich von 6 und 7 cm Länge zeigen noch immer excretorische Zellen an der Wand des Pericards. Auch hier zeigt sich meist ein stärkerer und weiter ausgedehnter Belag der distalen Seite, wenn sich die Unterschiede auch schon mehr ausgeglichen haben. Hier ist vor allem das allmähliche Einwuchern des Plattenepithels in die Gänge der Drüse und die weiter fortschreitende Auskleidung der letzteren mit dem Plattenepithel zu beobachten.

Wenn wir jetzt unsere Resultate mit den Angaben Grobbens über die Vorhofspericardialdrüse vergleichen, so finden wir, daß das einschichtige Drüsenepithel, das z. B. bei *Arca Noae* den Pericardüberzug über die Vorhöfe bildet, durchaus gleichwertig ist, mit dem Drüsenepithel, das bei jungen Anodonten die Kebersche Nebenhöhle auskleidet. Es ist beidemal ein die Pericardialwand bildendes Drüsenepithel. Im weiteren Verlauf tritt jedoch die Pericardialdrüse mehr mit den Blutlakunen des Mantels in Verbindung, während die Vorhofspericardialdrüse durch das Aussenden von Schläuchen in eine innigere Berührung mit dem die Vorhöfe durchströmenden Blut kommt. Es ist vor allem aber festzuhalten, in beiden Fällen liegt dem später mehr komplizierten Organ ein Drüsenepithel eines Teils des Pericards zugrunde. Aus diesem Epithel sind erst später Organe entstanden, die in innige Berührung mit dem Blutgefäßsystem treten und gewisse Excretstoffe aus dem Blut ausscheiden.

Die eben beschriebene Entwicklung dieser Drüse ist entschieden als ein Argument mehr für die Auffassung anzusehen, daß das Pericard der Lamellibranchiaten dem Cölom der Leibeshöhlenwürmer gleichzusetzen ist, anzusehen sein. — In der Leibeshöhlenwand der Anneliden finden wir excretorische Zellen, das Pericard von Unio zeigt in jungen Stadien auf der distalen Wand ein Drüsenepithel, das noch in keiner

Weise mit dem Blutgefäßsystem in Verbindung steht, das also nur aus der im Pericard befindlichen Flüssigkeit Stoffe ausscheiden kann. Es sind zwei analoge Vorgänge. So liegt der Gedanke nahe, daß bei den übrigen Argumenten, die für eine Homologie der Leibeshöhle und des Pericards sprechen, die Pericardialdrüse von den excretorischen Zellen der Leibeshöhlenwand und zwar letzten Endes von denen der Cölhelminten abzuleiten ist.

Eine Frage bleibt noch zu erörtern. GROBBEN erklärt in seiner Arbeit die beiden Formen der Pericardialdrüse für homolog, hält jedoch die Homologie für eine inkomplette. Er weist darauf hin, daß beide aus dem Pericardialepithel entstehen. Verfolgt man aber den von mir ausgesprochenen Gedanken der Entstehung der Pericardialdrüse aus den excretorischen Zellen der Leibeshöhlenwürmer, so kommt man zu einer noch stärker betonten Homologie. Beide Formen der Drüsen entwickeln sich nicht nur aus dem Pericardialepithel, sondern gewisse einfache Organe haben schon bei den Vorfahren der Lamellibranchiaten bestanden. Hier bei den Lamellibranchiaten haben diese früher diffus verbreiteten Organe sich kompliziert, an zwei verschiedenen Stellen sich die Einzelorgane zu Organkomplexen gesammelt und sind im Bau dabei fast gleich geblieben. Wir müßten also als ursprünglichste Form eine diffuse Verteilung von excretorischen Zellen über das ganze Pericard annehmen, woraus später an den beiden erwähnten Stellen eine weitergehende Differenzierung erfolgte und besondere Organe zur Ausbildung gelangten, die wir nun als Pericardialdrüsen ausgebildet finden. Und so würden auch GROBBENS Zweifel, die er über die Monophylie der bei *Dreissensia* und den Mytiliden sich vorfindenden Mantelpericardialdrüsen mit den gleichen Drüsen der Najaden erhebt, dahin gelöst, daß, wie GROBBEN ja auch schließlich annimmt, für alle Formen der Pericardialdrüse der monophyletische Ursprung angenommen werden kann.

Marburg i. H. Mai 1919.

Literatur.

1. BOLTZMANN, H. Beiträge zur Kenntnis der Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 16. 1906.
2. GROBBEN, C. Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. zool. Inst Wien. Bd. 9. 1890.
3. JAFFÉ, G. Die Morphologie der Pericardialdrüse bei Anodonta cellensis. Zeitschr. f. wiss. Zoologie.
4. MEISENHEIMER, J. Entwicklungsgeschichte von Dreißensia polymorpha. Leipzig, W. Engelmann. 1900.

Die Statocyste von Helix pomatia L.

Von

Erich Pfeil.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 19 Figuren im Text.

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Vorliegende Arbeit gliedert sich einer Reihe von Untersuchungen an, die im Laufe der letzten Jahre im Zoologischen Institut der Universität Marburg über die Anatomie von *Helix pomatia* angestellt wurden. An der Hand meiner Ergebnisse soll eine möglichst zusammenfassende Darstellung aller früheren Befunde über die Statocyste von *H. pomatia* wie auch eine Klärung bisher unsicher gebliebener Punkte gegeben werden. Die Arbeit war bereits im S.S. 1913 von Herrn F. Heldmann aus Elnhausen in Angriff genommen und soweit gefördert worden, daß bei Kriegsausbruch im August 1914 ein ziemlich umfangreiches Präparatenmaterial vorlag. Es war ihm jedoch nicht vergönnt, dies auszunutzen, da er, bereits im ersten Kriegsmonat als Kriegsfreiwilliger eingetreten,

schon in den ersten Kämpfen bei Ypern den Heldentod erleiden mußte. So beauftragte mich mein hochverehrter Lehrer Herr Geheimrat Korschelt, die begonnene Arbeit unter Benutzung des Heldmannschen Materials weiterzuführen. Irgendwelche schriftlichen Mitteilungen über seine Befunde hatte Heldmann leider nicht hinterlassen, so daß sich eine vollkommene Neubearbeitung des Materials nötig machte. Gleichwohl konnten eine große Anzahl der außerordentlich gelungenen Präparate benutzt werden und waren mir bei meinen eigenen Untersuchungen besonders anfangs eine wertvolle Hilfe.

II. Geschichtlicher Überblick.

Die Statocyste der Gastropoden ist in den letzten achtzig Jahren der Gegenstand verhältnismäßig zahlreicher teils spezieller teils mehr gelegentlicher Untersuchungen gewesen. Im folgenden sollen, ohne auf Einzelheiten genau einzugehen, in kurzer Übersicht die hauptsächlichsten Ergebnisse der wichtigsten Arbeiten besprochen werden.

Bei den Heteropoden, wo dies Organ später die häufigste und gründlichste Bearbeitung erfahren sollte, wurde es auch zum ersten Male bemerkt, nämlich bei *Pterotrachea* im Jahre 1825 von Delle Chiaje, dem es in seiner Bedeutung allerdings ebenso rätselhaft blieb wie Pouchet, der es im Jahre 1838 bei den Embryonen von *Lymnaeus* erwähnt. Noch in demselben Jahre jedoch wurde es von Eydoux und Souleyet in einer kurzen Mitteilung bei einigen Heteropoden und Pteropoden beschrieben und zum ersten Male als Gehörorgan gedeutet; diese Beobachtung fand Ergänzung und Bestätigung in Arbeiten von Gaudichand, v. Beneden, Sars und Laurent, der als erster das Vorhandensein eines Gehörorgans bei *Helix* und *Limax* erwähnt. 1840 und 1841 macht dann Krohn bei den verschiedensten Schnecken genauere Angaben über die Statocysten und schenkt besonders auch ihrer Innervierung eine gewisse Aufmerksamkeit; ohne diese wichtige Tatsache richtig zu erkennen, stellt er als erster bei *Paludina* den Ursprung des Statocysten-Nerven vom Cerebralganglion aus fest. Wenn nun auch in diesen Jahren noch vereinzelte Irrtümer vorkommen, so hielt v. Beneden 1841 das Organ bei Limaxembryonen für ein besonderes Ganglion und Allmann 1845 bei *Actaeon* für das Auge, so ist der Stand der Statocystenforschung um diese Zeit doch am besten durch eine Abhandlung von Siebold aus dem Jahre 1843 gekennzeichnet, die für zahlreiche verschiedene Arten eine einheitliche Auffassung des Organs als »Gehörorgan« bringt und für alle Untersuchungen der kommenden Jahre grundlegend wurde. Aus diesen seien besonders

die Arbeiten von Frey, Milne Edwards, Leydig, Gegengaur, Claparède und Kölliker hervorgehoben, die sich vorwiegend mit Heteropoden und Pteropoden beschäftigten. Durch diese wurde die Kenntnis soweit gefördert, daß man um die Mitte der fünfziger Jahre des vorigen Jahrhunderts über das Vorkommen eines »Gehörorgans« bei allen Gastropoden und wenigstens im allgemeinen auch über seinen Aufbau unterrichtet war. Eine beachtenswerte Zusammenfassung der nunmehrigen Forschungsergebnisse findet sich in Moquin-Tandons »Naturgeschichte der Mollusken Frankreichs«.

Allen bisher angeführten Arbeiten ist jedoch ein großer Irrtum gemeinsam, nämlich die wohl durch die meist innige Verbindung der Statocysten mit dem Pedalganglion verursachte Annahme der Innervierung des Gehörorgans vom Pedalganglion aus. Auch hier waren es wieder die wegen ihrer Durchsichtigkeit für derartige Untersuchungen besonders geeigneten Heteropoden, bei denen zuerst dieser Irrtum berichtigt und der Ursprung des Hörnerven vom Cerebralganglion aus durch Arbeiten von Hancock und Embleton, Huxley, Leydig und Milne-Edwards nachgewiesen werden sollte, während dies für die Pulmonaten erst ein Jahrzehnt später um 1870 herum gelang. Bevor ich in die Besprechung dieser Arbeiten eintrete, soll noch eine Abhandlung von A. Schmidt aus dem Jahre 1856 Erwähnung finden, die neben sehr gründlichen Studien über Statolithen als wichtigste Entdeckung das Vorhandensein eines nach außen mündenden Gehörgangs bei den Pulmonaten bringt. Diese Mitteilung rief ein nicht geringes Aufsehen hervor und gab zu mannigfachen Vergleichen, besonders auch mit dem bei den Cephalopoden beschriebenen Einstülpungsgang des Gehörorgans Anlaß. Jedenfalls haben alle kommenden Arbeiten zu diesem angeblichen Kanal Stellung nehmen müssen und auch ich werde an anderer Stelle nochmals darauf zurückzukommen haben.

Bis zum Jahre 1868 waren in der Hauptsache immer nur die Lage, Form und im besonderen Maße auch die Otolithen Gegenstand der Betrachtung gewesen, während über die histologische Beschaffenheit des Organs und seine Innervierung nur dürftige und ungenaue Mitteilungen vorlagen, bei den Pulmonaten sogar ganz fehlten; dem wurde erst durch die wichtigen Arbeiten von Lacaze-Duthiers und Leydig abgeholfen, denen wir die ersten genaueren und zutreffenden Mitteilungen über die histologische Beschaffenheit und den Zusammenhang der Statocyste mit dem Centralorgan verdanken. Lacaze-Duthiers gebührt das Verdienst, als erster für alle Gastropoden die Tatsache der Innervierung der Statocyste vom Cerebralganglion nachgewiesen

zu haben, und die Ergebnisse seiner Untersuchungen fanden volle Bestätigung durch eine Arbeit von LEYDIG, die zugleich beachtenswerte Feststellungen über die Histologie des Organs bringt. Diese LEYDIGsche Untersuchung war für lange Zeit die letzte, die sich genauer mit dem feineren Bau der Pulmonatenstatocyste befaßte; es finden sich wohl über ihre Innervierung und Entwicklung noch vereinzelte Abhandlungen, von denen die von NABIAS, BÖHMIG und F. SCHMIDT genannt sein mögen; die Histologie der Pulmonatenstatocyste war jedoch, eine Arbeit von PLATE über *Janella* ausgenommen, bis in die letzte Zeit nicht wieder Gegenstand spezieller Bearbeitung. In ganz anderer Weise hatte die Statocyste der Heteropoden die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt. Nachdem schon BOLL 1868 recht gute Ergebnisse über die Statocyste von *Pterotrachea* veröffentlicht hatte, wurde diese Schnecke geradezu zum klassischen Objekt für Statocystenforschung überhaupt durch die Arbeiten von CLAUS und RANKE. Die Untersuchungen dieser Forscher waren so erschöpfend und hatten so befriedigende Resultate erzielt, daß sich eine weitere Bearbeitung zu erübrigen schien, was seinen äußeren Ausdruck darin findet, daß auch hier morphologische Arbeiten bis gegen 1900 fehlen. Während sich so in der morphologischen Forschung ein gewisser Stillstand bemerkbar machte, begann man auf der anderen Seite den physiologischen Problemen näherzutreten. Seit EYDOUX und SOULEYET sie als erste so gedeutet hatten, waren die bei allen Gastropoden auftretenden Bläschen mit ihrem kristallinischen Inhalt stets für Gehörorgane gehalten worden, indem man sie häufig mit gewissen Entwicklungsstufen des Gehörorgans höherer Tiere in Vergleich stellte; aus dieser Auffassung heraus wurde durch LACAZE-DUTHIERS für dies Organ die dann allgemein angenommene Bezeichnung »Otocyste« geprägt. Erst nachdem auf Grund experimenteller Untersuchungen die Frage nach der Funktion dieses Organs, ob Otocyste oder Statocyste, durch Y. DELAGE neu aufgerollt und dahin beantwortet wurde, daß es in der Hauptsache jedenfalls als Gleichgewichtsorgan zu betrachten sei, wurde durch weitere Untersuchungen von YUNG, PELSENEER und besonders ILYIN bei *Pterotrachea* der Otocystenhypothese jede Stütze genommen und die statische Funktion der bisher als Gehörorgan gedeuteten Gebilde bewiesen. Einen hervorragenden Anteil an der Lösung dieser Fragen hat eine erst 1908 erschienene Arbeit von TSCHACHOTIN über die Heteropodenstatocyste; diese Arbeit, die sehr genaue Angaben auch über die Histologie und die Innervierung der Statocyste enthält, stellt wohl die gründlichste und umfassendste von allen über

die Gastropodenstatocysten überhaupt bisher angestellten Untersuchungen dar.

Erst in neuester Zeit ist dann auch das Gleichgewichtsorgan der Pulmonaten wieder Gegenstand der Betrachtung gewesen. Außer kurzen Angaben von Schmalz und Kunze über den Statocystennerven und von Beck über die Statocyste von *Buliminus* ist besonders eine Untersuchung von W. Schmidt hervorzuheben, die eine zusammenfassende Darstellung der Statocysten unserer einheimischen Schnecken und damit zum ersten Male auch genauere histologische Mitteilungen über bisher noch wenig beschriebene Formen bringt. Auf eine genauere Besprechung der Arbeit will ich hier nicht eingehen, da sich eine Stellungnahme zu den Punkten, die zu meinen kommenden Ausführungen in Beziehung stehen, im Laufe meiner Arbeit nötig machen wird.

III. Material und Methoden.

Zur Untersuchung der Statocyste von *Helix pomatia* fanden junge und alte Exemplare dieser Schnecke Verwendung, nur konnte ich mir weniger als 1 Jahr alte Tiere nicht verschaffen. Je nach dem Zwecke wurde eine verschiedene Betrachtungsweise gewählt. Um zunächst die Lage des Organs festzustellen und zur Orientierung über den Verlauf des *Nervus staticus* wurden die vorher im Wasser erstickten Tiere durch einen Längsschnitt vom Rücken her geöffnet, so der Ganglienschlundring freigelegt und dann das Gleichgewichtsorgan frei präpariert. Es ist jedoch außerordentlich mühsam, den sehr feinen Nerven und die Statocyste von dem sie reichlich umhüllenden Bindegewebe zu befreien und hat durchaus nicht immer den gewünschten Erfolg. Es empfiehlt sich deshalb, nachdem mit Hilfe von Präpariernadel und Binocular die allgemeinen Lageverhältnisse genügend geklärt sind, bei weiteren Studien üker diesen Punkt zu der weit einfacheren Betrachtungsweise zwischen zwei Objektträgern überzugehen. Zu diesem Zwecke präparierte ich den gesamten Ganglienschlundring durch Durchschneiden der Nervenbahnen und Herüberstreifen über den Schlund heraus, brachte ihn zwischen zwei Objektträger und quetschte ihn solange, bis die Statocyste mit ihrem Nerven klar hervortrat; hierzu eignen sich wegen des weniger entwickelten Bindegewebes und der geringeren Dichte der Gangliensubstanz junge Tiere am besten. Eine vorherige Färbung mit Boraxkarmin, wie sie Lacaze-Duthiers zum Studium des Nervenverlaufs empfiehlt, fand ich unzweckmäßig, da der Nerv durch das stark gefärbte umliegende Bindegewebe leicht verdeckt wird. Bei dieser Quetschung des gesamten Schlundrings lassen sich jedoch Einzel-

heiten im Aufbau des Statocystenepithels wie auch des umgebenden Hüllgewebes nicht erkennen, es macht sich vielmehr zu diesem Zwecke ein Herauspräparieren der Statocysten aus dem Ganglienverbande nötig, was nach vorherigem Quetschen am besten mit einem kleinen möglichst scharfen Skalpell geschieht, da ein Zerzupfen mit Nadeln leicht starke Deformierung des Bläschens zur Folge hat. Ebenso wurden Statocysten behandelt, die als Totalpräparate oder zu Schnittserien Verwendung finden sollten. Es zeigte sich jedoch, daß leicht durch das vor dem Herausschneiden zur Sichtbarmachung unvermeidliche Quetschen Zerreißungen des Epithels auftreten, so daß im allgemeinen der Konservierung des ganzen Schlundringes der Vorzug gegeben wurde, zumal auch die Orientierung einzelner Statocysten im Paraffin mit Schwierigkeiten verknüpft ist. Diese läßt sich am ganzen Schlundring leicht durch die Cerebralganglien und bei deren Abtrennung durch die Aorta bewerkstelligen.

Um in den Besitz der zur Konservierung bestimmten Schlundringe zu kommen, schnitt ich der völlig ausgestreckten Schnecke den Kopf ab, was sich am besten mit einer scharfen Schere ausführen läßt, und präparierte dann den Schlundring entweder vollkommen oder nur den unter dem Schlund gelegenen Ganglienkomplex in der vorher bezeichneten Weise heraus; bei einiger Übung dauert die ganze Prozedur noch nicht eine Minute; ich halte es deshalb für unnötig, den abgeschnittenen Kopf in physiologische Kochsalzlösung fallen zu lassen. Als Konservierungsflüssigkeiten wurden Zenkersche Flüssigkeit, Flemmings Gemisch, Sublimat, Sublimateisessig und Sublimatalkoholeisessig angewandt; von diesen Gemischen, die heiß und kalt zur Verwendung kamen, hat mir Sublimateisessig auf 60 Grad erwärmt die zuverlässigsten Resultate gegeben. Flemmingsches Gemisch konservierte das Epithel auffallend schlecht, während Zenkersche Flüssigkeit sich einige Male sehr gut bewährte, jedoch zu ungleichmäßige Erfolge brachte. Geschnitten wurde je nach dem Zwecke in einer Dicke von 0,004—0,010 mm. Zu Schnittfärbungen wandte ich Hämatoxylin nach Delafield, mit nachfolgender Eosinfärbung, Safraninlichtgrün und Heidenhains Eisenhämatoxylin allein oder mit Eosin an; von diesen lieferte mir Heidenhain-Eosin die klarsten Bilder.

Für Totalpräparate wurde von Alaunkarmin, Heidenhains Eisenhämatoxylin und Boraxkarmin das letztere mit bestem Erfolge verwandt.

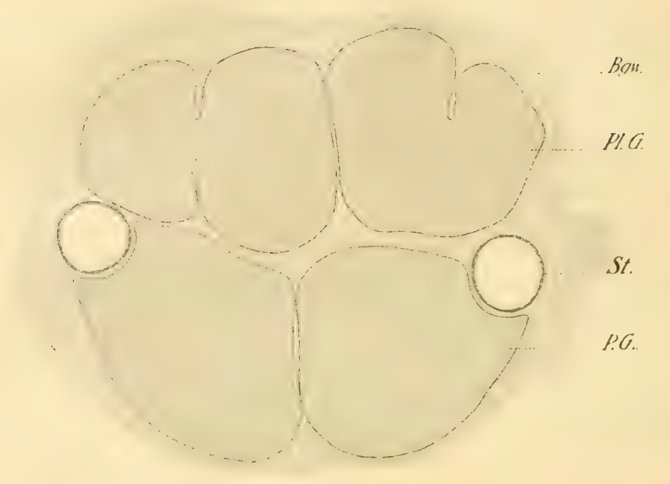
Bei Versuchen mit der Methylenblaumethode zum Studium des Faserverlaufs im *Nervus staticus* und seiner Endigungen an der Statocyste habe ich selbst keine einwandfreien Präparate bekommen können,

jedoch konnte ich mit Hilfe einiger Methylenblaupräparate, die mir Fräulein Dr. Kunze in liebenswürdiger Weise zur Benutzung überlassen hatte, Einblick in diese Verhältnisse gewinnen.

Die Statolithen endlich können in Statocysten von jungen Tieren in dem Organ selbst untersucht werden, während bei alten Schnecken die Statocysten zerzupft und so die Statolithen freigelegt werden müssen. Ihr Studium macht sich immer an frisch herausgeschnittenen Statocysten und zwar am besten in der Körperflüssigkeit der Schnecke notwendig, da sie natürlich in den vorher mit Reagentien behandelten Total- und Schnittpräparaten fast ausnahmslos zerstört sind. Auch der Zusammensetzung der Statolithen wurde eine gewisse Aufmerksamkeit geschenkt, die hierbei verwendeten Methoden sollen nachher Erwähnung finden. Aus ebenfalls später zu erörternden Gründen ist für Dauerpräparate die Aufbewahrung in Kanadabalsam einer solchen in Glyzerin vorzuziehen.

IV. Lage und äußere Form der Statocyste.

Zum besseren Verständnis der Lage der Statocyste mag zunächst ein ganz kurzer Überblick über den Aufbau des Centralvervensystems bei *Helix pomatia* gegeben werden. Es ist bei dieser Schnecke in Form eines den Schlund umgreifenden Ringes in der vorderen Hälfte des Tieres gelagert; diesem Ring gehört nur ein Ganglienpaar, die Buccalganglien, die dem Schlundkopf aufliegen, nicht an. Oberhalb des Oesophagus liegen die Cerebralganglien, welche durch die den Schlund umgreifenden Cerebropleural- und Cerebropedal-Konnektive mit dem unter dem Schlund gelegenen Ganglienkomplex in Verbindung stehen. Dieser setzt sich aus den aus fünf Ganglien bestehenden Eingeweideganglien und den beiden Pedalganglien zusammen. Die Eingeweideganglien bestehen aus den beiden seitlichen Pleuralganglien, den darauf nach innen folgenden Parietalganglien und dem Visceralganglion, das sich zwischen die Parietalganglien einschiebt. Unterhalb des Eingeweideganglienkomplexes und etwas nach vorn verschoben liegen die cylindrisch-kegelförmigen Pedalganglien, die mit den Pleuralganglien durch die Pleuropedalkonnektive verbunden sind, in horizontaler Lage der Muskelmasse des Fußes auf. An der äußeren oberen Kante dieser Pedalganglien liegen die Statocysten und zwar etwa in der Mitte dieser Kante unmittelbar hinter den Pleuropedalkonnektiven, wo sie schon dem bloßen Auge oder bei ganz schwacher Vergrößerung bei auffallendem Lichte infolge der in ihnen enthaltenen Statolithen als weißliche, bei durchfallendem als dunkle Punkte sichtbar sind. Die



Textfig. 1.

Querschnitt durch die Unterschlundganglien von *H. pomatia.* *Bgw.:* Bindegewebe, *P.G.;* Pedal-Ganglien, *Pl.G.:* Pleural-Ganglien, *St.:* Statocyste. Vergr. 60:1.

Textfig. 2.

Querschnitt durch die Statocyste von *H. pomatia.* *Bgw.F.:* Bindegewebsfasern, *Hom.Hk.:* homogene Hüllkapsel, *R.K.:* Riesenkern, *R.Z.:* Riesenzelle, *St.Ep.:* Statocysten-Epithel, *R.Z.A.:* Riesenzellen-Ausläufer, *Sync.K.:* Syncytial-Kern, *V.:* Vacuole, *W.H.:* Wimper-Haare. Vergr. 525:1.

Statocysten sind in die Ganglienmasse leicht eingesenkt, wodurch das Neurilemm des Ganglions eine entsprechende Einbuchtung erfährt (Fig. 1 *St.*). Der Form der Statocyste, die stets eine vollkommene Kugel darstellt, gemäß ist diese Einbuchtung uhrschalenförmig. Sowohl auf Schnitten wie auf Totalpräparaten tritt die Kugelgestalt der Statocyste deutlich hervor, wenn man auch durch die eingesenkte Lage leicht zu der Annahme verführt werden kann, daß die Krümmung auf der dem Ganglion zugewandten Seite schwächer wäre. So erklärt sich wohl auch der schon von W. Schmidt berichtigte Irrtum Leydigs und A. Schmidts, die eine durch die Anpassung an das Ganglion verursachte Abplattung beschreiben. Eine Abweichung von der Kugelgestalt zeigt sich des öfteren auch auf Schnitten, sie läßt sich jedoch immer leicht als durch den Druck des Messers oder die Konservierung veranlaßt nachweisen. Im allgemeinen liegen etwa ein Drittel der Statocyste dem Ganglion an, während sie mit zwei Drittel ihrer Oberfläche frei hervorragt (Fig. 1). Die Größe ist zwar bei den einzelnen Exemplaren und nach dem Alter der Tiere verschieden, ist jedoch verhältnismäßig geringen Schwankungen unterworfen. Im allgemeinen geht ihr Durchmesser über 0,200—0,215 mm nicht hinaus; da ich mir, wie schon erwähnt, ganz junge Tiere nicht hatte verschaffen können, wurden kleinere als 0,150 mm nicht gefunden; diese Größe haben sie vielfach schon bei etwa einjährigen Tieren erreicht, so daß die Größe der Statocysten eigentlich nicht im Verhältnis zu der des Tieres und insbesondere der Ganglien steht, die bei so jungen Schnecken kaum ein Viertel derjenigen des erwachsenen Tieres beträgt.

V. Bau der Statocyste.

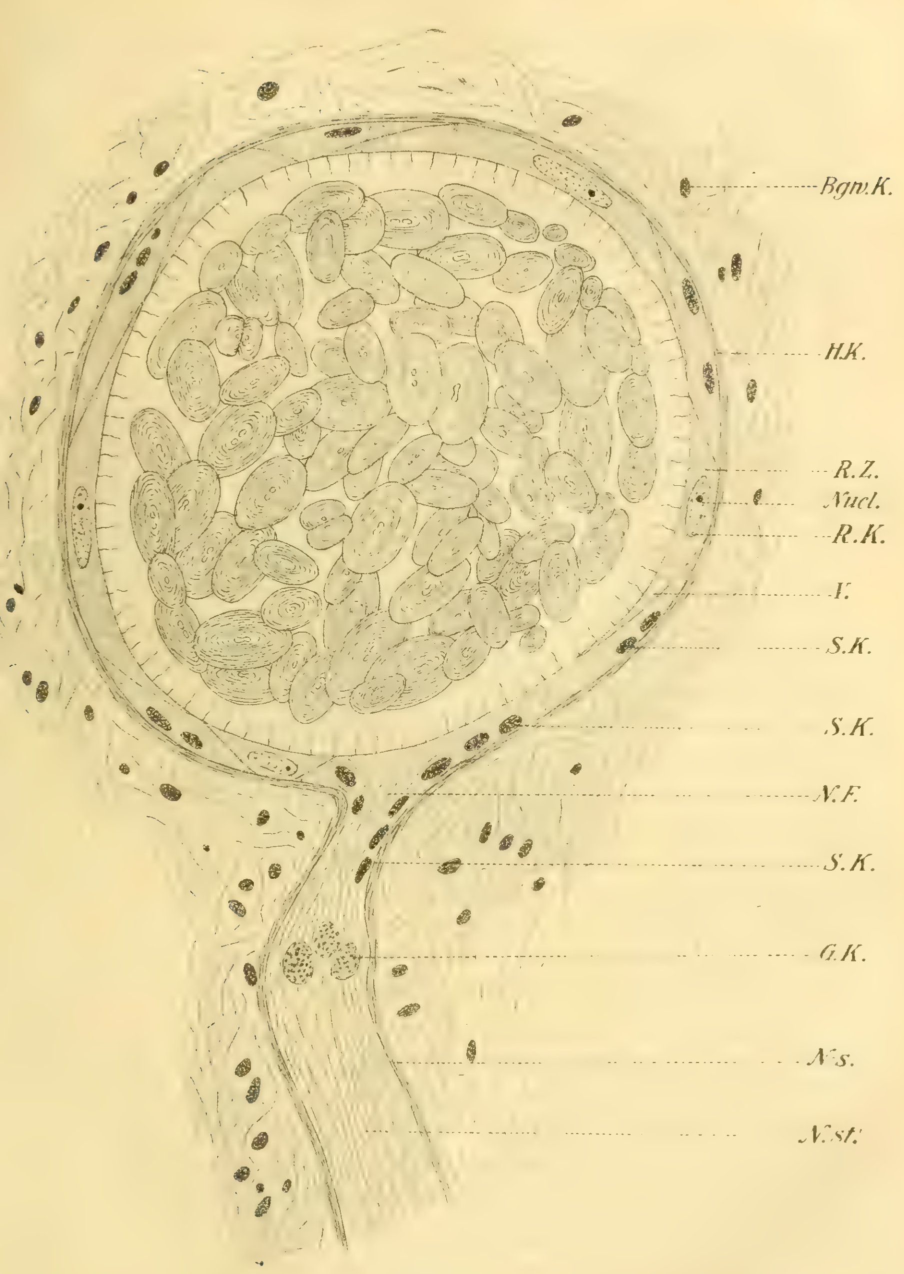
Schon die Betrachtung bei schwacher Vergrößerung läßt deutlich erkennen, daß die kugelige Statocyste keine einheitliche Bildung darstellt, sondern sich aus verschiedenen Gewebsschichten zusammensetzt. Ganz klar tritt dies jedoch bei stärkerer Vergrößerung sowohl der lebendfrischen Statocyste wie auch an gefärbten Totalpräparaten und besonders auf Schnitten hervor; man kann dann deutlich eine Differenzierung in eine äußere bindegewebige Hülle und ein die Statocystenwand innen auskleidendes Epithel unterscheiden.

1. Hüllkapsel.

Das Statocystenbläschen zeigt außen eine der Form des Organs entsprechende kugelförmige Bindegewebskapsel, die das Organ allseitig umgibt und an der Eintrittsstelle des Nerven direkt in dessen Scheide

übergeht. Ich unterscheide an dem die Statocyste umgebenden Bindegewebe nach seiner Beschaffenheit zwei Schichten: Einmal die eigentliche Hüllkapsel, die dem Statocystenepithel außen unmittelbar anliegt (Fig. 3, *H.K.*). Sie ist vollkommen glashell und homogen, sowohl bei Betrachtung frischer Statocysten wie auch gefärbter Präparate, wo sie Farbstoffe fast gar nicht annimmt. Es läßt sich in ihr keinerlei Struktur, weder Fasern, noch Kerne erkennen. W. Schmidt erwähnt diese faser- und kernlose Zone nicht. Die Kapsel scheint von einer außerordentlichen Festigkeit und Elastizität zu sein und einen sehr wirksamen Schutz für die Statocyste zu bilden; sie widersteht selbst sehr starkem Druck und setzt auch der Präpariernadel einen gewissen Widerstand entgegen. Ihre Dicke schwankt, kann jedoch die des Statocystenepithels, etwa 0.006 mm, erreichen; eine Verstärkung erfährt sie meistens an der Übergangsstelle in die Nervenscheide. Es handelt sich hier wohl um eine ganz ähnliche Bildung, wie sie letzthin von Tschachotin bei *Pterotrachea* beschrieben worden ist; es lassen sich auch über ihren Ursprung dieselben Überlegungen anstellen. Ob wir es hier, wie Tschachotin als möglich annimmt, mit einem Abscheidungsprodukte der Statocystenepithelzellen zu tun haben, kann ich nicht entscheiden, scheint mir jedoch nicht wahrscheinlich. Bei weitem mehr hat die andere Annahme für sich, daß diese homogene Kapsel das Produkt besonderer mesodermaler Zellen darstellt, eine Anschauung, die dadurch wesentlich gestützt wird, daß sich zwischen dem Nerven und seiner Scheide, die genau denselben Bau zeigt, wie die Hüllkapsel, derartige Bildungskerne finden (Fig. 10 *Hk.*). Allerdings muß zugegeben werden, daß in der Statocystenwand zwischen Hüllkapsel und Eipthelschicht solche Zellelemente nicht vorhanden sind und die Einbeziehung dieser Bildungszellen in das Statocystenepithel anzunehmen, welche Möglichkeit Tschachotin andeutet, scheint mir ebenso wie ihm ohne genügende entwicklungsgeschichtliche Grundlagen zu gewagt, zumal auch das Epithel selbst dafür keinerlei Anhaltspunkte bietet.

Auf diese homogene Schicht folgt eine etwa doppelt bis dreifach so breite, in der die Bindegewebsfasern wirr durcheinander laufen und so eine Art Geflecht um die Statocyste bilden. Hier finden sich zahlreiche Bindegewebskerne und auch Einschlüsse, wie Pigmentkörnchen und Reservestoffe, die jedoch in dieser Zone im Vergleich zu dem übrigen Bindegewebe stark zurücktreten. Auch diese lockere Bindegewebshülle kommt der Statocyste in ihrer ganzen Ausdehnung zu und schiebt sich demnach auch zwischen die Hüllkapsel und das Neurilemm des Pedalganglions; schon daraus ergibt sich der rein äußerliche Zusammenhang



Textfig. 3.

Frontalschnitt durch die Statocyste von *H. pomatia* in Höhe des Nerveneintritts; dieser tangential getroffen. *Bgw.K.:* Bindegewebs-Kerne, *H.K.:* Hüllkapsel, *R.Z.:* Riesenzelle, *Nucl.:* Nucleolus eines Riesenkerns, *R.K.:* Riesenkern, *V.:* Vacuole, *S.K.:* Syncytial-Kern. *N.F.:* Nerven-Fibrillen, *G.K.:* Ganglien-(Nerven-)Kerne, *N.st.:* Nervus staticus, Vergr. 700:1.

mit diesem. Welche Bildung die älteren Autoren in dem des öfteren beschriebenen »Stiel«, der den Ansatz an das Pedalganglion bezwecken sollte, vor Augen gehabt haben, ist mir nicht klar geworden.

Einen der Verbindung der beiden Statocysten dienenden, hinter dem Pedalganglion hinziehenden Bindegewebszug, wie ihn Lacaze-Duthiers für alle Gastropoden als Regel angibt, konnte ich nicht bemerken; auch fanden sich keine Muskelfasern, die auf die Spannung der Statocyste einwirken könnten, wie das von Leydig beschrieben ist.

2. Statocysten-Epithel.

Der Hüllkapsel liegt nach dem Innern der Statocyste zu das Statocystenepithel an. Es erscheint bei oberflächlicher Betrachtung als eine homogene Lage von fein gekörntem Plasma, in das Kerne eingestreut sind; Zellgrenzen sind nur sehr schwer zu erkennen. Seine Dicke beträgt 0,006—0,007 mm und ist an allen Stellen der Statocyste die gleiche. Es hat allerdings leicht den Anschein, als ob einzelne Zellen Vorwölbungen bildeten, ja als ob das ganze Epithel bogig und zackig in das Statocystenlumen vorspränge, da häufig bereits der leiseste Druck genügt, um derartige Bilder hervorzurufen. Das hat wohl auch Leydig zu dem von W. Schmidt beseitigten Irrtum veranlaßt, dem Nerveneintritt gegenüber eine verdickte Stelle des Epithels zu beschreiben. An ungequetschten und gut konservierten Präparaten lassen sich derartige Unregelmäßigkeiten nie feststellen, das Epithel zeigt vielmehr eine vollkommen scharfe, geradlinige Begrenzung (Fig. 2, *St.E.*). Diese gleichmäßige Epithellage ist jedoch aus durchaus ungleichen Elementen zusammengesetzt, es lassen sich zwei stark voneinander abweichende Zellarten unterscheiden.

a) Riesenzellen.

Unter den in der Statocystenwand verteilten Zellen fallen zunächst solche von ungewöhnlicher Größe auf. Diese Riesenzellen (Fig. 2, 3, 4 *R.Z.*) die bei fast allen Gastropoden beschrieben worden sind, wechseln in der Zahl bei den einzelnen Tieren, scheinen jedoch in den beiden Statocysten desselben Tieres miteinander übereinzustimmen; ich konnte 11—13 Riesenzellen in einer Statocyste feststellen, welcher Zahl die in der andern Statocyste immer entsprach. Sie zeigen keine gesetzmäßige Lagerung auf der Statocystenoberfläche, sind jedoch regelmäßig über das ganze Innere verteilt, so daß keine von Riesenzellen freie Zone entsteht. Sie sind von stark abgeplatteter Gestalt, nur an der Stelle, wo der Kern liegt und in seiner nächsten Umgebung nehmen

sie die ganze Höhe des Statocystenepithels ein. Von dort aus verbreitet sich der Zelleib in teilweise sehr langen, pseudopodienähnlichen Fortsätzen — ich habe solche von 0,065 mm Länge feststellen können — (Fig. 5 *R.Z.A.*), über die Statocystenoberfläche; so kann eine solche Zelle mit ihren Ausläufern sich über einen sehr bedeutenden Teil der Statocystenwand erstrecken. Diese Ausläufer berühren sich teilweise gegenseitig (Fig. 3) schieben sich jedoch nie übereinander, teilweise enden sie auch frei. Auf diese Art wird eine möglichst vollkommene Bedeckung der



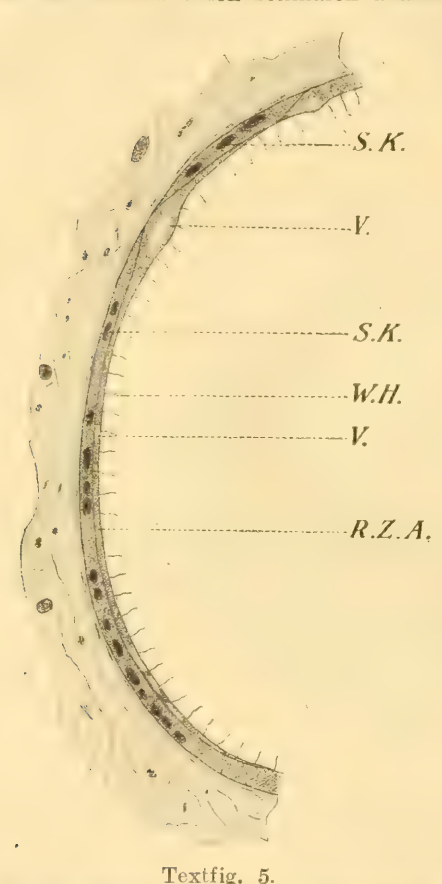
Textfig. 4.

Teil der Oberflächenansicht eines Total-Präparates der Statocyste von *H. pomatia.* Riesenzelle mit Ausläufern und Kern. *Bgw.K.:* Bindegewebs-Kerne, *R.Z.A.:* Riesenzellen-Ausläufer, *R.K.* Riesenkern, *R.Z.:* Riesenzelle, *S.Pl.:* Syncytial-Plasma, *S.K.:* Syncytial-Kern. Vergr. 706:1.

Statocystenoberfläche mit diesen Riesenzellen, die in ihrer äußeren Form außerordentlich an die Wimperborstenzellen von *Pterotrachea* erinnern, erreicht; der weitaus größte Teil der Innenfläche des Statocystenepithels wird von diesen Zellen mit ihren Ausläufern eingenommen.

Ein charakteristisches Kennzeichen der Riesenzellen bilden ihre Kerne, die auf jedem Schnitt sofort durch ihre der Ausdehnung der Zelle entsprechende Größe und ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber auffallen. Der Kern, der von der Außen- und Innenfläche des Epithels sich meist gleichweit entfernt hält, ist in Anpassung an das Statocystenepithel plattgedrückt und hat etwa die Form einer Linse.

Dementsprechend zeigt er auf Tangentialschnitten der Statocyste eine kugelige bis ovale, auf Querschnitten eine spindelförmige Gestalt. Sein Durchmesser beträgt bis zu 0,027 mm, seine Dicke etwa 0,005 mm, so daß er nur einen schmalen Plasmasaum unter und über sich frei läßt. Charakteristisch für den immer mit Kernmembran versehenen Riesenkern ist der Besitz von kugeligen Nucleolen, die nicht immer in der Einzahl vorhanden sind, wie W. Schmidt dies angibt, sondern sich häufig zu mehreren finden, von denen sich aber immer einer durch seine besondere Größe auszeichnet (Fig. 9). Die Riensenkerne zeichnen sich vor den andern Epithelkernen durch erhebliche Chromatinarmut aus und sind daher ziemlich schwach färbbar. Das Chromatin ist in Form kleiner Kügelchen locker im Kern verteilt, in der Anordnung und Form der chromatischen Elemente, im Besitze der Nucleolen und einer Kernmembran wie auch in seiner Größe zeigt er eine auffallende Ähnlichkeit mit den mittelgroßen Ganglienzellkernen. Schon aus der vorher erwähnten Tatsache, daß die Riesenzelle nur in der Gegend des Kernes die ganze Höhe des Epithels einnimmt, geht hervor, daß der Kern stets dem zentralen Teil der Riesenzelle angehören muß.



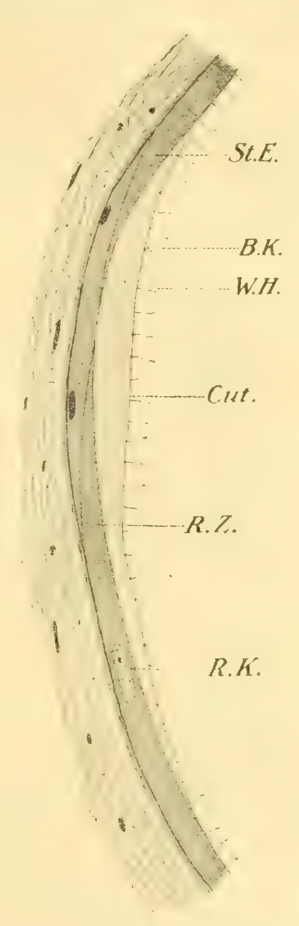
Textfig. 5.

Teil der Statocystenwand von *H. pomatia* mit Riesenzellen-Ausläufer. *S.K.:* Syncytial-Kern, *V.:* Vacuole, *W.H.:* Wimperhaare, *R.Z.A.:* Riesenzellen-Ausläufer. Vergr. 688:1.

Das Plasma der Riesenzellen besitzt zahlreiche Körncheneinschlüsse, die eine dunkle Färbung bewirken und sich die Zelle meist deutlich von dem übrigen geringer mit Einschlüssen erfüllten und dadurch schwächer gefärbten Epithel abheben lassen.

Eine besondere Eigentümlichkeit der Riesenzellen besteht schließlich in dem Besitze von Vacuolen. Solche Vacuolen sind schon von

W. SCHMIDT im Statocystenepithel beschrieben worden, jedoch sollen sie nach ihm besonderen Zellen, den Blasenzellen, zukommen. Ich habe derartige Zellen nicht entdecken können, sondern habe die Vacuolen stets nur im Zelleib der Riesenzellen beobachtet. Mit Vorliebe finden sie sich in den Ausläufern, jedoch auch im mittleren hohen Teil der Zelle, nur kommen sie in unmittelbarer Nähe des Kernes nicht vor. Daß die Vacuolen zu den Riesenzellen gehören, läßt sich in vielen Fällen erst aus der Verfolgung von Schnittserien mit Bestimmtheit sagen; denn oft finden sich auf Schnitten Vacuolen, ohne in ihrer Nähe einen Riesenkern erkennen zu lassen, was jedoch bei der großen Ausdehnung der Zellen nicht wundernehmen kann (Fig. 5). Bei der Undeutlichkeit der Zellgrenzen läßt sich dann die tatsächliche Zugehörigkeit dieser Zellpartien zu einer Riesenzelle erst durch Vergleich mit den folgenden Schnitten und Verfolgung bis zum Kern einwandfrei feststellen. Daß SCHMIDT keine wirklich selbständigen Zellelemente vor sich gehabt, sondern bei der Beschreibung der Blasenzellen Riesenzellenausläufer und Syncytialzellkerne kombiniert hat, geht auch aus der von ihm hervorgehobenen Übereinstimmung der Blasenzellkerne mit denen der Syncytialzellen hervor, was mich auch zuerst auf den Gedanken brachte, daß die Vacuolen wohl einer der beiden in der Statocyste sicher nachgewiesenen Zellformen und nicht einer dritten angehören dürften. Jedenfalls kann ich mit Bestimmtheit sagen, daß besondere Blasenzellen nicht existieren, sondern daß die Vacuolen in allen Fällen den Riesenzellen zukommen. Sie können eine ziemliche Größe erreichen und ihre Ausdehnung reicht vielfach aus, um Auftreibungen des Statocystenepithels hervorzurufen; jedoch sind



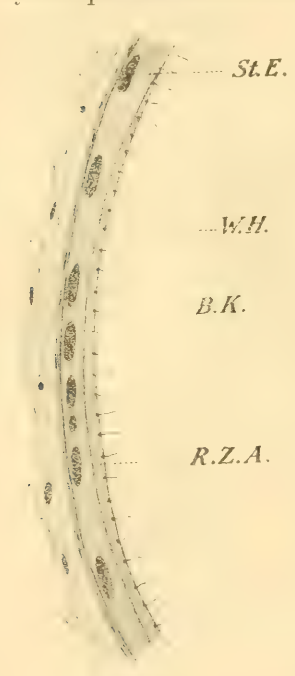
Textfig. 6.

Teil der Statocystenwand von *H. pomatia*. Das kutikulare Häutchen hat sich abgehoben. *St.E*: Statocysten-Epithel, *B.K.*: Basal-Körnchen, *W.H.*: Wimperhaare, *Cut.*: kutikulares Häutchen, *R.Z.*: Riesenzelle, *R.K.*: Riesenkern. Vergr. 1200:1.

diese verhältnismäßig geringfügig (Fig. 2 u. 5). Über die Bedeutung dieser Vacuolen kann ich ebensowenig wie SCHMIDT etwas sicheres aussagen, es ist ja nicht unmöglich, daß sie irgend eine beim Aufbau der Statolithen oder der Zusammensetzung der Statolymphe wichtige Substanz abscheiden oder solche von außen diffundierende Substanzen speichern.

b) Syncytialzellen.

Wenn die Riesenzellen den Hauptanteil an der inneren Oberflächenauskleidung der Statocyste haben, so wird die Hauptmasse des Statocystenepithels von einem Zellsyncytium gebildet. So unwahrscheinlich mir dies zuerst erschien, muß ich doch die früheren Angaben bestätigen, da es mir nicht gelang, trotz besonderer auf diesen Punkt verwandter Mühe auch nur die geringste Andeutung von Zellgrenzen wahrzunehmen. Es breitet sich vielmehr, wie es von W. SCHMIDT auch bei *Limnaeus*, *Planorbis* und *Arion* beschrieben worden ist, eine wahrscheinlich durch Auflösung der Zellgrenzen zustande gekommene einheitliche Plasmamasse über die ganze Statocystenwand aus, diese vollkommen bedeckend mit Ausnahme der Stellen, wo ihr die Riesenzellen anliegen; diese sind gleichsam wie Inseln in dem Syncytialplasma verteilt, durch ihre Ausläufer als Brücken verbunden. Das Syncytialplasma unterscheidet sich nur wenig von dem der Riesenzellen, nur hat es etwas weniger Körncheneinschlüsse und zeigt infolgedessen eine geringere Färbbarkeit. Die Kerne sind in ziemlich erheblicher Anzahl in diesem Syncytium verstreut und zwar liegen sie in den weitaus meisten Fällen der äußeren Statocystenwand an (Fig. 2, 3 u. 5 *S.K.*). Sie haben eine ovale, manchmal auch unregelmäßige Form und sind plattgedrückt.



Textfig. 7.

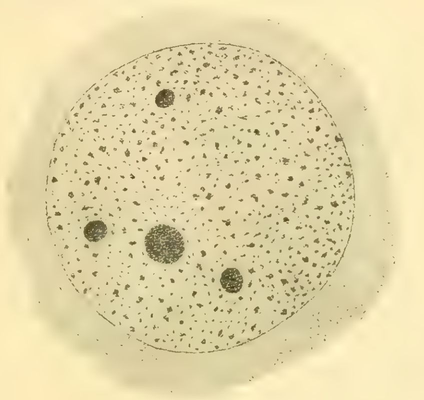
Teil der Statocystenwand von *H. pomatia*. Die Wimpern lassen an ihrer Basis die Basalkörnchen erkennen. *St.E.*: Statocysten-Epithel, *W.H.*: Wimper-Haare, *B.K.*: Basal-Körnchen, *R.Z.A.*: Riesenzellen-Ausläufer. Vergr. 1200:1.

Ihre Größe schwankt, bleibt jedoch immer hinter derjenigen der Riesenkerne um mindestens ein Drittel zurück; die größten, die zur Beobachtung kamen, hatten eine Länge von 0,018 mm und waren 0,010 mm breit. Ihre Dicke beträgt etwa 0,003—0,004 mm und da sie, wie eben

hervorgehoben, meist der äußeren Wand der Statocyste anliegen, lassen sie so immer noch einen Plasmasaum über sich frei, der in den meisten Fällen von einem Riesenzellenausläufer dargestellt wird (Fig. 2 u. 5). Vacuolen finden sich im Syncytialplasma nie, auch lassen sich in den Kernen niemals Nucleolen nachweisen. Jedoch zeigen die Syncytialkerne einen weit größeren Chromatingehalt als die Riesenkerne, auch ist das Chromatin anders geordnet. Während wir dort eine Verteilung in Kügelchen feststellen konnten, ist es hier in Form von ziemlich voluminösen Brocken und Balken im Kerne zu sehen (Fig. 8): eine Kernmembran kommt auch den Syncytialkernen zu. Dadurch, daß die



Textfig. 8.
Syncytialkern aus einem Tangential-Schnitt der Statocyste von *H. pomatia.* Vergr. 2160:1.



Textfig. 9.
Riesenkern aus einem Tangential-Schnitt der Statocyste von *H. pomatia.* Vergr. 2160:1.

Riesenzellenausläufer sich über den weitaus größten Teil des Syncytialplasmas schieben, kommt an den meisten Stellen der Statocyste ein zweischichtiges Epithel zustande.

Es wird vielfach Wert auf die Feststellung gelegt, auch letzthin von W. Schmidt, daß sich die Syncytialkerne um die Riesenkerne rings herum lagerten und nach der Bedeutung dieser Erscheinung gefragt. Ich möchte dieser Tatsache gar keine besondere Bedeutung zusprechen und sie einfach so erklären, daß durch den Körper der Riesenzelle nicht nur das Syncytialplasma, sondern auch seine Kerne verdrängt werden, was dann bei der etwa kreisförmigen Gestalt desjenigen Teiles der Riesenzelle, welcher der äußeren Umhüllung anliegt, zum Bilde einer etwa kreisförmigen Kernordnung führen muß; also einfach die Gestalt der Riesenzelle ist an der kreisförmigen Anordnung schuld. Daß dem so ist, geht auch daraus hervor, daß die Kerne durchaus

keinen regelmäßigen Kreis bilden, sondern dort, wo das Riesenzellplasma sich schon eher von der Hüllkapsel abhebt und damit dem Syncytialplasma den Herantritt gestattet, auch die Kerne bis dahin vordringen (Fig. 2, 3 u. 4). Dafür ist auch die von SCHMIDT besonders hervorgehobene Tatsache, daß sich an den Stellen, wo sich beide Zellarten übereinanderschieben, häufig ein Kern findet, nur ein neuer Beweis, im übrigen aber nicht von Bedeutung.

Es ergibt sich nun die Frage nach der Bedeutung der Differenzierung des Statocystenepithels in zwei verschiedene Zellformen; können wir etwa eine von diesen Zellarten speziell als Sinneszellen auffassen? Es ist jedenfalls auffallend, daß die Riesenzellen offenbar das Bestreben haben, sich möglichst weit über die Innenfläche der Statocyste auszudehnen und damit also eine möglichst große Berührungsfläche mit den Statolithen zu schaffen. Da wir es in der Statocyste mit einem Sinnesorgan zu tun haben, liegt die Vermutung nahe, daß wir in den Riesenzellen, da sie den weitaus größten Teil der epithelialen Auskleidung dieses Organs ausmachen, die eigentlichen Sinneszellen, die perzipierenden Elemente, und im Syncytialplasma, das gegen die Riesenzellen ganz zurückgedrängt und in seiner Bedeutung auf Stützfunktion herabgedrückt wird, lediglich eine Stützsubstanz vor uns haben, eine Verteilung, wie sie auch in statischen Organen anderer Mollusken vielfach beschrieben worden ist. Bei *Janella* und *Buliminus* z. B. wird diese Funktion von PLATE und BECK für die kleinen Zellen angenommen, die in den Statocysten dieser Tiere vorkommen und die wohl den Syncytialzellen von *Helix* entsprechen dürften. Weitere, sichere Anhaltspunkte für diese Annahme oder irgend ein Beweis für die Sinneszellennatur der Riesenzellen sind nicht zu erbringen, da, wie ich nachher noch erörtern werde, ein Unterschied in der Innervierung der beiden Zellelemente nicht festgestellt werden konnte; ebensowenig lassen sich in dem für diese Frage vielleicht ausschlaggebenden Moment, der Bewimperung, irgend welche Unterschiede nachweisen.

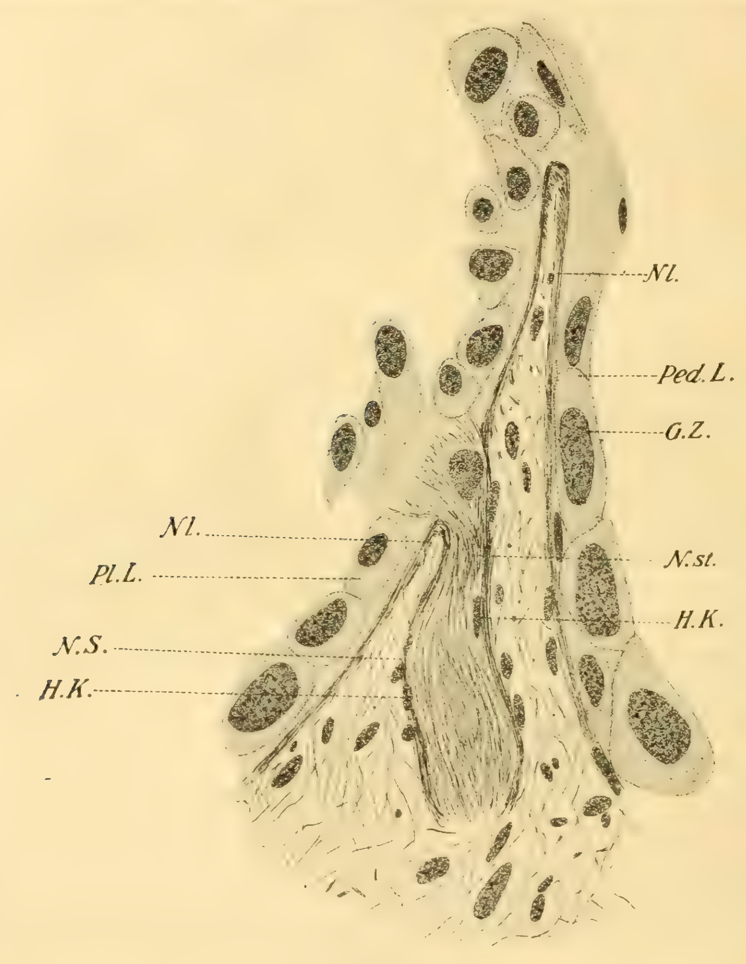
c) Wimperapparat.

Das Statocystenepithel ist innen von Wimpern bedeckt, die den Riesenzellen wie auch den Syncytialzellen gleichmäßig zukommen. Sie sind von außerordentlicher Feinheit, einfach lichtbrechend und lassen irgend welche Differenzierungen nicht erkennen. Ein elastischer Achsenfaden ist nicht nachzuweisen und nach der Art der Bewegung der Cilien auch nicht anzunehmen. Ihre Länge entspricht mit 0,007 bis 0,008 mm etwa der Höhe des Statocystenepithels; ihre gegenseitige

Entfernung beträgt 0,005 mm, so daß kleinste Statolithen noch zwischen den Cilien Platz finden und mit dem Epithel direkt in Berührung kommen könnten; praktisch jedoch kommt, wie nachher noch auseinanderzusetzen sein wird, diese Frage nicht in Betracht. Die Flimmerhaare sind bestimmt alle gleich lang, es lassen sich keine besonderen starren Sinnesborsten von größerer Länge nachweisen, wie sie Leydig gesehen zu haben glaubt. Das geht auch schon aus der Tatsache hervor, daß in der unverletzten und ungequetschten Statocyste die Statolithen einen überall gleichmäßigen Abstand vom Statocystenepithel zeigen, welcher etwas mehr als die Länge der Wimperhaare beträgt. Wären an irgendeiner Stelle starre Sinnesborsten vorhanden, so müßte diesen die Statolithenmasse ausweichen.

Es ist auffallend, daß nicht die verschiedene Beschaffenheit der im Statocystenepithel enthaltenen Zellelemente auch eine solche im Bau und in der Länge der Wimpern bedingt; es kann also weder von den Wimpern auf die Bedeutung der Zellen noch von den Zellen etwa auf eine bestimmte Funktion der Wimpern geschlossen werden. Da wir jedoch in der Statocyste auch von *Helix pomatia* unzweifelhaft ein Sinnesorgan vor uns haben und die Wimperhaare die einzige Berührungsmöglichkeit des Epithels mit der Statolithenmasse darstellen, muß ihnen wohl einfach aus dieser Überlegung heraus die Fähigkeit der Reizübertragung zugesprochen werden; sie lassen deshalb aber unter keinen Umständen die Bezeichnung als Sinnesborsten zu, sondern sind ihrer ganzen Natur nach echte Wimpern. Da sie keine Verschiedenheiten erkennen lassen, müßten auch die Reize durch sie gleichmäßig auf das Statocystenepithel verteilt werden; ob sich für diese Reize in den Riesenzellen und den Syncytialzellen dann Verschiedenheiten in der Weiterleitung ergeben, fällt unter die vorher angeschnittene Frage nach der Sinneszellennatur der Riesenzellen; da ich diese nicht mit Sicherheit beantworten konnte, kann ich bis zu ihrer Lösung auch hierüber Bestimmtes nicht aussagen. Es sei noch hervorgehoben, daß ich Wimperwurzeln, wie sie von Tschachotin jetzt bei *Pterotrachea* nachgewiesen worden sind, nicht entdecken konnte; es ist jedoch sehr wohl möglich, daß diese Gebilde bei ihrer außerordentlichen Feinheit — selbst die frei in das Lumen der Statocyste hervorragenden Wimpern sind nur schwer sichtbar — der Beobachtung entgangen sind. Dagegen konnte ich auch an den Wimpern von *Helix* Basalkörnchen nachweisen, die sich mit Eisenhämatoxylin dunkel färben und in einfacher Lage vorhanden sind (Fig. 7). Ferner zeigen die Zellen auf ihrer Oberfläche ein cuticulares Häutchen, von dessen Existenz ich mich erst dann

einwandfrei überzeugen konnte, als es sich auf einem Präparate in sehr glücklicher Weise abgehoben hatte (Fig. 6). Es lag nahe, zu vermuten, es möchte sich auch hier um eine »*Crusta*« im Sinne Pütters handeln,



Textfig. 10.

Querschnitt durch das Cerebral-Ganglion von *H. pomatia*. Austritt des *N. staticus* aus dem Ganglion. Im Nerven Ganglien-Kern. *Nl*: Neurilemm, *Ped.L.*: Pedal-Lobus, *Pl.L.*: Pleural-Lobus, *G.Z.*: Ganglien-Zellen. *N.St*: Nervus staticus, *H.K.*: Hüllkerne, *N.S.*: Nerven-Scheide, Vergr. 706:4.

wie sie nach Tschachotin auch bei *Pterotrachea* vorkommt; ich glaube jedoch diese Möglichkeit bestimmt ablehnen zu können und mich für die Auffassung als cuticulare Bildung entscheiden zu müssen. Einmal besitzen die Basalkörnchen einen verhältnismäßig zu großen Durch-

messer, als daß sie in das außerordentlich feine Häutchen überhaupt eingelagert sein könnten, sodann sind sie auch an den dem abgehobenen Häutchen ansitzenden Cilien nur in Resten zu erkennen, während sie bei einer Einlagerung ja vollständig in ihm enthalten sein müßten; schließlich scheint mir auch die Tatsache, daß sich das Häutchen überhaupt abgehoben hat und einen vollkommen glatten, feinen Saum darstellt, dafür zu sprechen, daß wir hier nicht einen besonders differenzierten Teil des Basalapparates von protoplasmatischer Natur, sondern ein Abscheidungsprodukt der Epithelzellen vor uns haben. Wie aus der Figur 6 hervorgeht, bedeckt das cuticulare Häutchen sowohl die Riesen- wie auch die Syncytialzellen.

VI. Statolymphe.

Das Lumen der Statocyste ist von einer durchsichtigen, farblosen Flüssigkeit, der Statolymphe, erfüllt. Manchmal hatte ich fast den Eindruck, als ob es nicht eine tropfbare Flüssigkeit, sondern eine gallertartige Masse wäre, jedoch bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß die Statolymphe wirklich flüssig ist. Ich versuchte auch, sie in der von Tschachotin angegebenen Weise in Cedernholz-Öl zu untersuchen, jedoch ist die Menge der Statolymphe, die gegen die Masse der Statolithen fast ganz zurücktritt, zu gering, um damit erfolgreich arbeiten zu können. Da sich auch hier häufig ein feines Coagulum im Hohlraum der Statocyste zeigt, darf man daraus wohl auf einen gewissen Eiweißgehalt schließen, was ja ohnehin sehr wahrscheinlich ist. Ebenso ist wohl auch die Gegenwart von gelösten Kalksalzen als sicher anzunehmen.

VII. Statolithen.

In der Statolymphe schweben die Statolithen, die bei Betrachtung des Organs sofort auffallen, ja es sogar durch ihr Lichtbrechungsvermögen erst deutlich sichtbar hervortreten lassen. Ihre Zahl, Lagerung und Größe ist bei den einzelnen Tieren nicht unerheblichen Schwankungen unterworfen.

Die Zahl der Statolithen ist bei erwachsenen Schnecken eine bedeutende, sie schwankt zwischen 200 und 300, ich konnte jedoch in einzelnen Fällen auch noch über 300 zählen. Es wurde zu diesem Zwecke die Hüllkapsel mit einer Nadel vorsichtig beschädigt und dann die Statolithen langsam herausgedrückt; dagegen konnte ich niemals die Statocyste durch Druck allein zum Platzen bringen, ein neuer

Beweis für die außerordentliche Widerstandsfähigkeit der Hülle. Bei jungen Tieren zeigen die Statocysten einen entsprechend geringeren Gehalt an Statolithen; da ich, wie schon erwähnt, ganz junge Tiere nicht bekommen konnte, waren 75 Steinchen die kleinste von mir gefundene Zahl; von da zu dreihundert, was offenbar etwa die Maximalzahl darstellt, finden sich alle Übergänge. Auch wenn die Statolithenbildung schon bis gegen 100 fortgeschritten ist, lassen sich noch Verschiedenheiten in der Zahl der Statolithen in den beiden Statocysten desselben Tieres nachweisen, wie das von verschiedenen Autoren schon für ganz junge Exemplare beschrieben worden ist. Bei der Art der Bildungsweise der Statolithen kann das ja auch nicht weiter wundernehmen, auch ist die Differenz niemals so bedeutend, daß man etwa von einer Asymmetrie in der Verteilung der Statolithen sprechen könnte. Da die Statolithen, wie vorher auseinandergesetzt, bei jungen Tieren fast dieselbe Größe haben, wie bei älteren, ist ohne weiteres klar, daß die geringe Menge von Statolithen bei jungen Tieren nicht in dem Maße imstande ist, das Bläschen auszufüllen, wie das durch die große Menge bei alten Exemplaren erreicht wird. Ein Ausgleich wird hier durch die Lagerung geschaffen. Während die Statolithen bei alten Tieren zu einer kugeligen Masse zusammengeballt die Statocyste füllen (Fig. 3)., liegen nicht etwa die wenigen in jungen Statocysten in einem Häufchen irgendeiner Stelle des Epithels auf, sondern auch hier wird die Gestalt einer Kugel geschaffen, indem die einzelnen Statolithen in der Statolymphe schweben wie feinste Teilchen in einer colloidalen Lösung. Es ist klar, daß zur Vermehrung der Statolithen in der Statocyste durch Herauskristallisieren aus der Statolymphe dauernd neue sich bilden müssen; diese Bildung ist besonders lebhaft in jungen Statocysten, während sie in älteren nur in geringerem Maße erfolgt, was sich aus dem mit zunehmendem Alter zunehmenden Schwinden der kleineren Statolithen erkennen läßt.

Die Größe der Statolithen schwankt nach dem Alter der Tiere insofern, als sich die größten beobachteten Statolithen von etwa 0,040 mm Länge und 0,025 mm Breite in jungen Statocysten nicht finden; diese Größe stellt offenbar die Maximalgröße dar und erfordert wohl ein ziemlich langes Wachstum. Im übrigen finden sich jedoch Statolithen jeder Größe in jeder Statocyste. Die kleinsten zur Beobachtung gekommenen hatten einen Durchmesser von 0,005 mm und waren von kugeliger Gestalt; von der Kugelform habe ich größere als 0,010 mm nie zu Gesicht bekommen. In etwa derselben Größe finden sich auch solche, die sich etwa der Gestalt eines Rechtecks mit abgerundeten

Ecken nähern und ovale, und von diesen lassen sich alle Übergänge von den kleinsten bis zu den größten, indem offenbar die größeren aus den kleineren durch Anlagerung immer neuer konzentrischer Schichten hervorgehen, nachweisen (Fig. 19).

Was die Form anbelangt, so zeigen sie meist die Gestalt eines regelmäßigen länglichen Vierecks mit abgerundeten Ecken; in der Seitenansicht stellen sie ebenfalls ein Rechteck mit abgerundeten Ecken dar, das jedoch infolge starker Abplattung des Statolithen sehr langgestreckt erscheint. Außer dieser zeigen sie oft eine ovale Gestalt, wodurch dann eine etwas abgeplattete Eiform zustande kommt. Jedoch finden sich von diesen regelmäßigen Figuren zahlreiche Abweichungen, vor allem enthalten alle Statocysten zusammengesetzte Bildungen, von W. Schmidt als »Viellingsstatolithen« bezeichnet. Es legen sich zwei, drei, vier oder auch noch mehr aneinander, jedoch gehört eine größere als die Vierzahl zu den Seltenheiten und ist als ungewöhnlich zu bezeichnen (Fig. 14—19). Sowohl die Einzelstatolithen wie die Viellingsstatolithen zeigen deutlich eine konzentrische Schichtung und radiale Faserung. Diese konzentrische Schichtung gruppiert sich um einen zentralen Kern, der bald rund, bald hantelförmig ist und bei Einzelstatolithen auch in der Zweizahl vorhanden sein kann; bei zusammengesetzten Bildungen sind die Kerne der Trennungslinie bzw. dem gemeinsamen Zentrum näher gerückt (Fig. 14—18). Bei hoher Einstellung erscheint der Kern dunkel, bei mittlerer leuchtet er hell auf, woraus einmal seine schwache Lichtbrechung und auch seine zentrale Lage folgt. Es handelt sich also um eine in der Mitte des Statolithen befindliche schwach lichtbrechende Substanz, vielleicht eine Flüssigkeit oder ein Gas; diesen Kern konnte ich bei ganz kleinen, besonders den kugeligen Statolithen, nicht beobachten. Einen Kern mit gleichen Eigenschaften hat Tschachotin bei *Pterotrachea* beschrieben, während Beck bei *Buliminus* einen solchen von starker Lichtbrechung erwähnt. Siebold, Moquin-Tandon und Krohn haben hier ein durchgehendes Loch oder eine Einsenkung angenommen und in der Tat erhält man bei langsamem Senken des Tubus leicht dieses Bild; es ist jedoch sicher keine derartige Einbuchtung vorhanden, sondern es handelt sich um eine optische Erscheinung, was sich auch an Bruchstücken erkennen läßt. Daß dem so war, hatte auch A. Schmidt schon bemerkt, nach seiner Beobachtung war jedoch das Mittelfeldchen bei einigen Prosobranchiern stark lichtbrechend. Die um den Kern geordneten konzentrischen Schichten sind entsprechend der Form der Statolithen an den Polen breiter als an den Seiten. Die radiale Faserung hat gleichfalls den Kern als Zentrum; beim Zerdrücken

des Statolithen findet jedoch nicht ein Auseinanderreißen in diesen Linien statt, wie für andere Statolithen vielfach beschrieben, sondern in unregelmäßigem Bruch.

Um die chemische Zusammensetzung der Statolithen zu ermitteln, ging ich nach Tschachotins Angaben vor, möchte jedoch gleich im voraus bemerken, daß ich im wesentlichen nur das bestätigen kann, was W. Schmidt über diesen Gegenstand mitteilt. Es wurden zunächst die Statolithen aus einer ganzen Anzahl von Statocysten gesammelt und dann mit Reagentien auf ihre Bestandteile geprüft. Bei Behandlung mit verdünnten Säuren — es kamen Salz- und Essigsäure in Anwendung — zeigte sich eine deutliche Gasentwicklung, woraus die Gegenwart von Kohlensäure folgt. Eine restlose Auflösung der Statolithen erfolgte nicht, sondern es blieb ein organisches Gerüst von der Größe des Statolithen zurück, das wie der Statolith farblos war und konzentrische Schichtung zeigte; der schwach lichtbrechende Kern war verschwunden. Es wurde dann weiter eine Lösung der Statolithen mit verdünnter Schwefelsäure versetzt, worauf sich der typische büschel- und fächerförmige Calciumsulfatniederschlag bildete. Auch wurde auf Phosphorsäure mit Ammoniummolybdat geprüft, jedoch mit negativem Erfolge, der freilich in der, wenn überhaupt vorhanden, sicher sehr geringen Menge seinen Grund haben kann. Ebenso scheint mir Schwefelsäure nicht vorhanden zu sein, da ein Fällungsversuch mit Bleiazetat ergebnislos blieb. Mit Sicherheit kann jedenfalls als Hauptbestandteil der Statolithen Calciumcarbonat angenommen werden, was ja bei dem außerordentlich großen Kalkgehalt der Körperflüssigkeit der Schnecke auch nicht anders zu erwarten ist. Über die chemische Natur des organischen Stromas habe ich mir keine Klarheit verschaffen können, jedoch dürfte auch hier, wie für *Pterotrachea* nachgewiesen, eine Eiweißsubstanz zugrunde liegen. Zu der von A. Schmidt mitgeteilten Beobachtung, daß sich die Statolithen nach längerer Zeit vollkommen in Glyzerin auflösten, möchte ich bemerken, daß sich genau dieselbe Erscheinung auch an meinem Glyzerinpräparaten zeigte, obwohl Säure nicht nachzuweisen war. Da jedoch eine auflösende Eigenschaft von Glyzerin auf irgend welche organische oder anorganische Stoffe nicht bekannt ist, muß wohl doch auf einen ganz geringen, mit rohen Hilfsmitteln nicht nachweisbaren Säuregehalt geschlossen werden, wofür auch die außerordentlich langsame Auflösung spricht.

Die Statolithen sind doppelt brechend, und zeigen in polarisiertem Lichte infolgedessen sehr deutliche chromatische Polarisation, was besonders bei Betrachtung des ganzen Statolithenhaufens ein außer-

ordentlich zierliches, farbenprächtiges Bild gibt. Es scheint auch ein Achsenkreuz aufzutreten, jedoch ist es wegen der unregelmäßigen Gestalt der Statolithen sehr verschwommen.

VIII. Nervus staticus.

Die Statocyste wird durch den *Nervus staticus* innerviert, der wie bei andern Mollusken vom Cerebralganglion seinen Ursprung nimmt. Als außerordentlich feiner Strang von etwa 0,030 mm Durchmesser tritt er aus dem als Metacerebrum bezeichneten, hinteren, äußeren Teil der Cerebralganglien, wie durch SCHMALZ und BÖHMIG beschrieben, und zwar aus dem durch den Pedal- und Pleurallobus gebildeten Einschnitt und damit zwischen den aus diesen beiden Lobi entspringenden Cerebropedal- und Cerebropleuralkonnektiven hervor. Die Stelle seines Austritts aus dem Ganglion liegt am Pleurallobus, jedoch in unmittelbarer Nähe des Einschnittes (Fig. 10). Über den Ursprung der Fasern des *Nervus staticus* im Cerebralganglion gebe ich die Resultate von H. KUNZE wieder, denen ich nichts hinzuzufügen habe: »In derselben Punktsubstanzregion, in der die Fasern des Opticusbündels enden (Dorsaldecke des Metacerebrums) doch etwas tiefer, liegen auch die feinen Endverzweigungen des feinen *N. staticus*. Die Richtung der Acusticusfasern ist der der Fasern des *N. opticus* entgegengesetzt. Während diese von ihrem Ursprungsgebiet dorsalwärts ziehen, verlaufen jene eine kurze Strecke nach unten.

In mittlerer Höhe etwa durchbrechen sie die Zellrinde und treten in dem Sattel, den der Pleural- und Pedallobus miteinander bilden, aus dem Ganglion hervor. Der *Nervus acusticus* ließ ebensowenig wie der *Nervus opticus* eine direkte Verbindung mit Ganglienzellen erkennen. NABIAS hat den Verlauf des Nerven in gleicher Weise beschrieben; eine Y-förmige Aufsplitterung der Fasern in ihrem Ursprungsgebiet, die er angibt, habe ich allerdings nicht gesehen. Nach HALLER soll der *N. acusticus* in direkter Beziehung zum andersseitigen Ganglion stehen, indem er Fasern von dort empfangen soll, die durch die Cerebralcommissur hindurchziehen. Es geht allerdings von der Stelle, die die Endverzweigungen des *N. acusticus* aufnimmt, ein Faserbündel aus, das durch die Commissur hindurch ins Metacerebrum der anderen Seite zieht, doch haben sich in diesem niemals Fasern des Nerven nachweisen lassen. Es erscheint mir deshalb wahrscheinlich, daß die Beziehung des *N. acusticus* zum andersseitigen Ganglion nur durch einen Kontakt mit Fasern, die von dort kommen, vermittelt wird«. Eine Y-förmige Aufsplitterung und eine

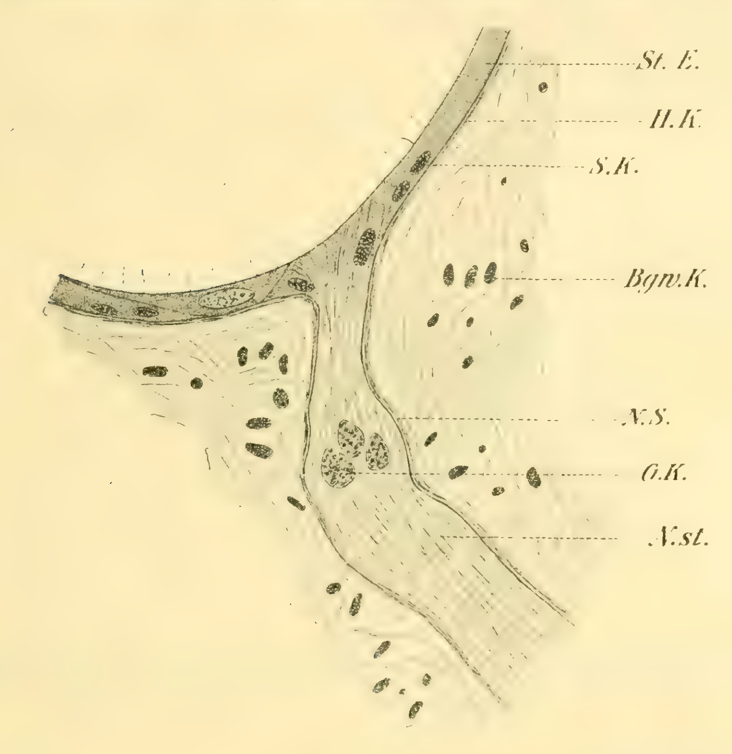
Verbindung mit dem andersseitigen Ganglion habe auch ich nicht entdecken können.

Nachdem der *N. staticus* das Cerebralganglion verlassen hat, zieht er zwischen den Konnektiven, deren Ursprung etwas tiefer liegt, schräg rückwärts und abwärts zu den Statocysten. Er nimmt dabei seinen Weg immer zwischen den Konnektiven, in dem sie alle gemeinsam umhüllenden Bindegewebe, niemals auf dem Pedalkonnektiv, wie Böhmig angibt. Er läuft außen um das Pleuropedalkonnektiv herum und tritt nach Umbiegung in stumpfem Winkel fast genau von vorn, nur eine Kleinigkeit nach der Seite verschoben, nahezu horizontal an die Statocyste heran. Schmidt läßt ihn von der Statocyste von innen nach außen verlaufen, was jedoch den Tatsachen nicht entspricht; sollte damit der Verlauf von hinten nach vorn gemeint sein, könnte diese Ausdrucksweise doch leicht zu Mißverständnissen führen.

Der Nerv zeigt einen deutlich faserigen Aufbau. Die in nicht sehr großer Zahl vorhandenen Fasern verlaufen in der Richtung des Nerven und sind zum Teil etwas gekrümmt. Zwischen den Fasern sind zahlreiche Stützgewebekerne eingelagert. Außen ist der Nerv von einer homogenen Scheide umgeben, die in kontinuierlicher Verbindung sowohl mit der homogenen Hüllkapsel der Statocyste wie auch mit dem Neurilemm des Cerebralganglions steht. Während, wie schon erwähnt, diese Scheide an der Übergangsstelle meist etwas stärker ist, hat sie im Verlaufe des Nerven eine etwas geringere Dicke als an der Statocyste und dem Ganglion. Zwischen der Scheide und dem Nerven finden sich des öfteren Kerne, die wohl den Bildungszellen der Scheide angehören (Fig. 10 *H.K.*). Ferner finden sich im Nerven häufig Kerne, die eine absolute Übereinstimmung mit Ganglienzellkernen zeigen und die ich auch als solche deuten möchte (Fig. 10, 11 *G.K.*). Da eine Verbindung der Nervenfasern mit Ganglienzellen im Gehirn nicht nachgewiesen werden kann, stellt sich schon Nabias die Frage, wo denn nun eigentlich die Kerne des Nerven zu suchen seien; er bildet im Statocystenepithel bipolare, langgestreckte Zellen ab, die den Achsencylindern des Nerven den Ursprung geben sollen. Es war mir nicht möglich, derartige Zellen feststellen zu können, ich möchte vielmehr die eben erwähnten im Nerven gelegenen Kerne für die zu den Achsenfortsätzen gehörigen Kerne halten (Fig. 10, 11 *G.K.*).

Der *N. staticus* zieht in gleichbleibender Stärke vom Cerebralganglion bis zur Statocyste und zwar als von Anfang bis zu Ende solider Strang. Wie bei so vielen anderen Gastropoden ist auch bei *H. pomatia* der *N. staticus* von den verschiedensten Autoren als hohler Kanal be-

schrieben und abgebildet worden. Jedoch sind alle existierenden Abbildungen sehr wenig beweisend, da sie nur schematisch einen Kanal (W. SCHMIDT, Textfig. 11), niemals aber seine Histologie, die doch hier von ausschlaggebender Bedeutung wäre, erkennen lassen. So alt wie die Kenntnis vom Statocystennerven überhaupt ist auch die immer

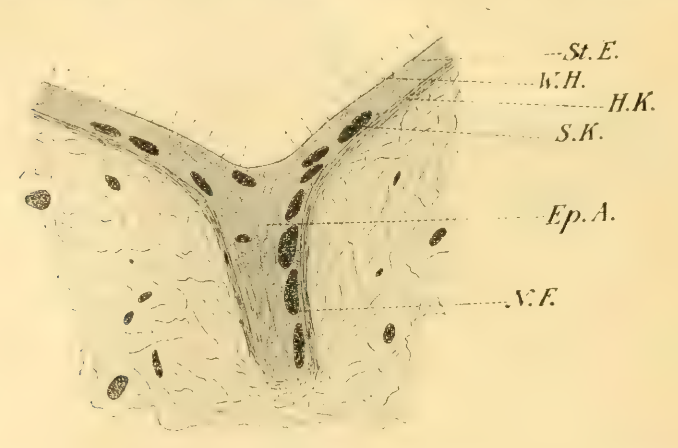


Textfig. 11.

Tangential-Schnitt durch die Zutrittsstelle des *N. staticus* zu der Statocyste. Im Nerven Ganglien-Kerne. *St.E.:* Statocysten-Epithel, *H.K.:* Hüllkapsel, *S.K.:* Syncytial-Kern, *Bgw.K.:* Bindegewebs-Kern, *N.S.:* Nerven-Scheide, *G.K.:* Ganglien-Kerne, *N.st.:* N. staticus, Vergr. 700:1.

wieder von neuem geäußerte Vermutung oder Behauptung, daß er hohl sei; CLAPARÈDE, LACAZE-DUTHIERS, A. SCHMIDT, dessen Gehörgang nichts anderes darstellt als den Gehörnerven, LEYDIG und neuerdings wieder W. SCHMIDT schließen von der Tatsache, das sich Statolithen in den Nerven drängen lassen, auf die Gegenwart eines Kanals; nach LEYDIG ist das Innere des Nerven nicht mit fibrillärer Substanz erfüllt, sondern mit einem leicht zerstörbaren, nicht wimpernden Epithel ausgekleidet. Wie soll man sich die Entstehung eines solchen Kanals denken? Solange man die Statocyste als Ausstülpung des Gehirns

deutete, wäre diese Frage leicht zu beantworten gewesen, seitdem sie aber als Ektodermeinstülpung sicher nachgewiesen ist, wird die Entstehung eines hohlen Nerven völlig rätselhaft. SIMROTH fragt sich, wie es wohl zu erklären sei, daß derartige hohle Statocystennerven nur bei solchen Schnecken mit mehreren Statolithen, niemals aber bei solchen mit nur einem einzigen beobachtet seien und ob nicht hierin die Lösung des Rätsels läge. Die Vermutung SIMROTHS möchte ich als Behauptung aufstellen, daß nämlich die Lichtung im *N. staticus* keine ursprüngliche, tatsächlich vorhandene Bildung, sondern lediglich ein Zerstörungswerk der nach dieser Seite dem Drucke ausweichenden



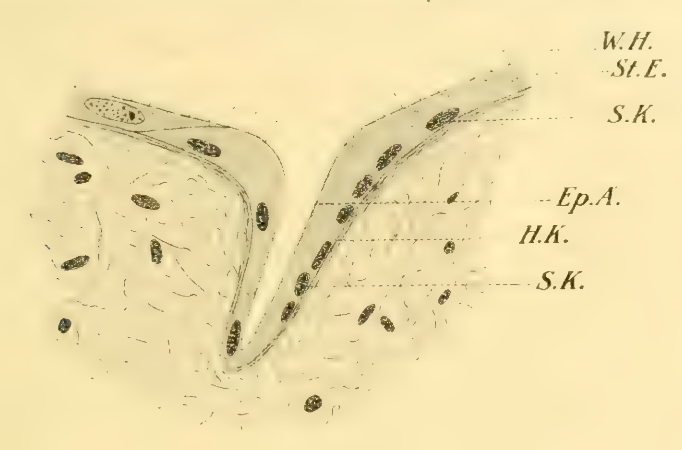
Textfig. 12.

Tangential-Schnitt durch die Ausstülpung des Statocysten-Epithels an der Zutrittsstelle des Nerven. *St.E.:* Statocysten-Epithel, *W.H.:* Wimper-Haare, *H.K.:* Hüll-Kapsel, *S.K.:* Syncytial-Kerne, *Ep.A.:* Epithel-Ausstülpung, *N.F.:* Nerven-Fibrillen, Vergr. 932:1.

Statolithen darstellt; warum gerade nach dieser Seite, wird gleich auseinanderzusetzen sein. BUDDENBROCK hat gleichfalls zu der Frage des »Kanals« Stellung genommen und sucht sie dahin zu beantworten, daß vielleicht hier ähnliche Verhältnisse obwalten möchten wie bei der von ihm sehr genau untersuchten Muschel Pecten, daß nämlich der Einstülpungsgang erhalten geblieben sei und von den Fasern des *N. staticus* umsponnen würde, woraus seine Hohlheit dann in sehr einfacher Weise erklärt wäre. Wenn diese Vermutung auch nicht ganz zutrifft, so hat sie doch wenigstens teilweise das Richtige getroffen.

Zunächst kann ich mit Bestimmtheit sagen, daß der Nerv eine innere Höhlung nicht aufweist, wovon ich mich an Längsschnitten klar überzeugen konnte. Es finden sich zwar manchmal im Nerven längliche vacuolenartige Öffnungen, die auch ziemlich scharfe Begrenzung zeigen;

ich konnte jedoch immer feststellen, daß dies durch die Konservierung verursachte Quellungen waren, entstanden durch das Auseinanderweichen zweier Nervenfasern. In vollkommen solider Form tritt der Nerv an die Statocyste heran. Seine erste Berührung mit dieser findet jedoch nicht an der kugeligen Statocystenoberfläche, sondern an einer von ihr an dieser Stelle gebildeten Ausstülpung statt. Diese Ausstülpung springt trichterförmig über die Statocystenoberfläche vor (Fig. 12, 13) und wird zur Ursache sowohl der Einschnürung des Nerven kurz vor der Statocyste wie auch seiner trichterförmigen Erweiterung. Da wo die Nervenfasern den Epithelzipfel erreichen, legen sie sich ihm fest an,



Textfig. 13.

Median-Schnitt durch die Ausstülpung des Statocysten-Epithels von *H. pomatia*. *St.E* : Statocysten-Epithel, *S.K.:* Syncytial-Kerne, *W.H.:* Wimper-Haare, *Ep.A.:* Epithel-Ausstülpung, *H.K.:* Hüllkapsel. Vergr. 932 : 1.

konvergierend auf ihn zulaufend; so kommt eine gewisse Einschnürung, eine Verengerung des Nerven zustande. Da jedoch der Epithelzipfel zur Statocyste gehört, liegt diese Einschnürung nicht kurz vor der Statocyste, wie bisher behauptet, sondern fällt vielmehr mit der Stelle des Herantritts an die Statocyste zusammen. Die von W. Schmidt beschriebene trichterförmige Erweiterung des Nerven ist dann nichts anderes als die trichterförmige Hervorstülpung, der allerdings eine Erweiterung des Nerven insofern entspricht, als seine Verbreitung in Fasern und Fibrillen über diese Ausstülpung hin stattfindet. In der Ausstülpung befinden sich zahlreiche Syncytialkerne, die auch hier immer der Wand anliegen; Riesenkerne habe ich in dem Zipfel nicht gefunden. Der kontinuierliche Übergang der Syncytialkerne in die Ausstülpung (Fig. 12, 13) läßt deren Zugehörigkeit zum Statocystenepithel besonders klar erkennen.

Die durch die Ausstülpung gebildete trichterförmige Höhlung ist verhältnismäßig klein, sie genügt jedoch, um den Statolithen bei Druck ein Ausweichen gerade nach dieser Seite hin zu erlauben; sie dringen unter gleichzeitiger Ausdehnung der Höhle und Zerstörung des Epithels in den Trichter ein und können sich dann zwischen den Nervenfasern, diese auseinanderdrängend, weiter schieben, was übrigens nur bei Anwendung von erheblichem Druck erfolgt; ein Ausweichen nach der Seite verhindert die feste Scheide des Nerven wie der Statocyste. Normalerweise finden sich Statolithen in diesem Trichter nicht, ebensowenig natürlich im Nerven. Ob die Tiefe des Trichters bewimpert ist, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen, es scheint jedoch nicht der Fall zu sein; die Wimpern treten bis an den Rand des Trichters heran (Fig. 12, 13). Die Entscheidung der Frage, ob nun dieses Epithelzipfelchen den Rest eines Einstülpungsganges darstellt, muß einer entwicklungsgeschichtlichen Arbeit überlassen bleiben, die über diese Verhältnisse bei *H. pomatia* bisher fehlt; jedenfalls hat BUDDENBROCK insofern Recht mit seiner Vermutung, als in der Tat ein zur Statocyste selbst gehöriger wenn auch nur sehr kurzer Gang vom Nerven umsponnen wird, nicht aber dieser selbst hohl ist. Zu der Verbreitung des Nerven über die Ausstülpung und das Epithel hin sei noch bemerkt, daß sie in der Weise vor sich geht, daß die Nervenfasern unter Bildung eines feinen Netzwerkes zwischen der Hüllkapsel und dem Epithel hinziehen und in dieses eintreten; über ihren Verlauf und die Endigungsweise in den Zellen kann ich nichts aussagen.

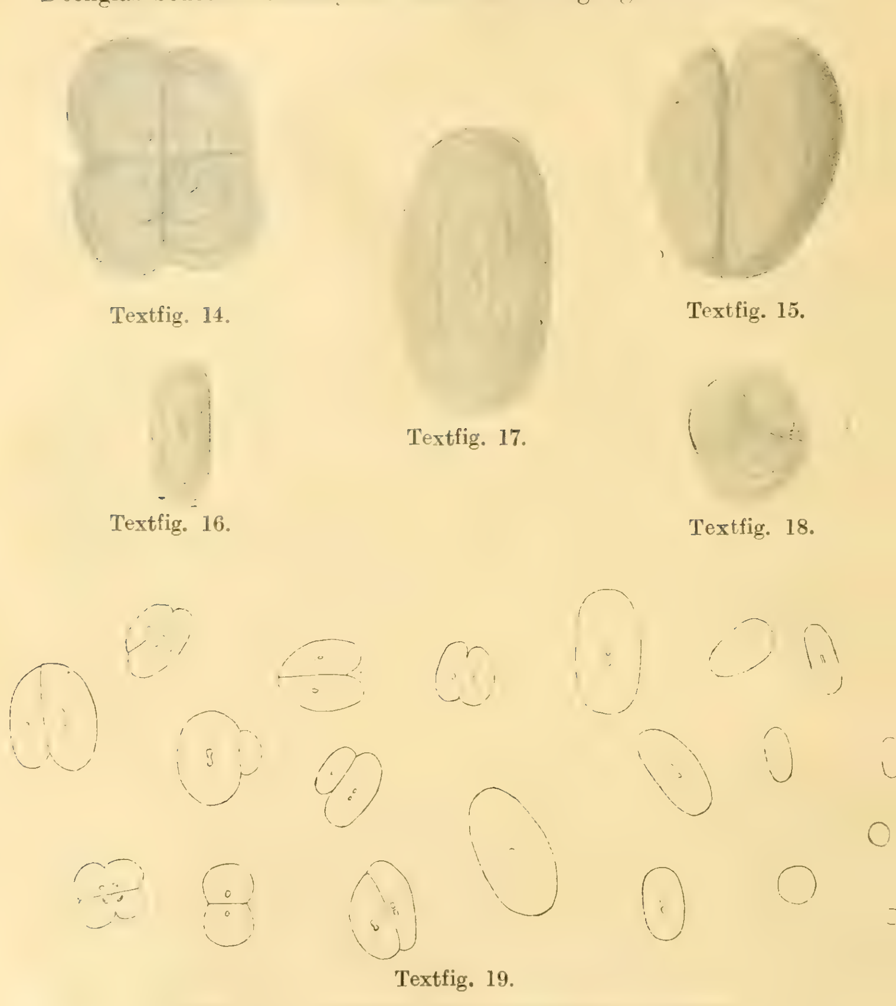
IX. Bewegung der Statolithen und Wimpern.

Ehe irgend etwas Näheres über den Aufbau der Statocyste bekannt war, ist schon von jeher eine eigentümliche Erscheinung mit Vorliebe Gegenstand der Betrachtung gewesen, nämlich die auffallende Tatsache, daß sich die Statolithen meist in einer mehr oder weniger starken Bewegung befinden; sie hat im Laufe der Jahrzehnte mannigfache Deutungen erfahren müssen. KROHN glaubte es als BROWNsche Molekularbewegung erklären zu können, SIEBOLD nahm der Auffassung der Statocyste als Gehörorgan gemäß an, daß die Wandung der Statocyste sich dauernd in Schwingungen befände und dadurch die zitternde Bewegung der Statolithen verursache. A. SCHMIDT läßt sie sich gar unter dem Einfluß einer unsichtbaren Kraft des Organismus bewegen. All diese mehr oder weniger guten Erklärungsversuche mußten jedoch schließlich mit der Feststellung der Wimperauskleidung der Statocyste der Erkenntnis Platz machen, daß die Bewegung der Statolithen durch

diese Wimpern hervorgerufen würde. Wie früher über die Ursache schwanken die Angaben auch über die Art der Bewegung. Während bei einigen Schnecken eine Bewegung nur der am Rande gelegenen Statolithen beschrieben wird, soll sich bei anderen die Gesamtmenge der Statolithen in einem steten Gewimmel befinden. In der ersten Erscheinungsform findet sich eine Bewegung auch bei *H. pomatia*. Es befindet sich hier die Hauptmasse der Statolithen, in Kugelform im Innern der Statocyste zusammengeballt, in Ruhe ohne ein Durcheinanderwirbeln der einzelnen Steinchen erkennen zu lassen, während die meist kleineren am Rande gelegenen in einer steten zitternden Bewegung sind, indem sie sich zwischen der Epithelwand und dem Statolithenhaufen hin und herbewegen wie an einem Gummifädchen aufgehängt. Diese über die ganze Statocyste gleichmäßig verbreitete Bewegung der randständigen Statolithen hat, wie starke Vergrößerung deutlich erkennen läßt, ihre Ursache in einer rastlosen Bewegung der Wimperhärchen. Die einzelnen Wimpern bewegen sich peitschenförmig, über die ganze Wimpermenge laufen kurze Wellen, wie über ein im Winde bewegtes Kornfeld hin. Die außerordentliche Schnelligkeit der Wimperbewegung macht eine gallertartige Beschaffenheit der Statolymphe wenig wahrscheinlich, wenn auch die Bewegung der Statolithen den Eindruck hervorruft, als ob sie abwechselnd gegen eine gallertartige Masse gedrückt und von dieser wieder zurückgestoßen würden. Hierbei wechseln die Statolithen weder ihre Lage noch ihren Platz, auch befindet sich nicht die Gesamtmasse der Statolithen in einer drehenden Bewegung; sie wird in keiner Weise durch das Wimperspiel beeinflußt. Wenn sich nun nachweisen läßt, daß diese Wimperbewegung, wie das nach Tschachotin auch bei *Pterotrachea* der Fall ist, eine normale Lebens- und nicht etwa eine Krampferscheinung oder gar die Folge eines durch Druck hervorgerufenen Diffusionsstroms ist, so folgt daraus, daß wir in den die Statocyste auskleidenden Flimmerhärchen echte Wimperhaare vor uns haben; die Sinneszellen der Statocyste sind dann umgewandelte Wimperzellen. Es läßt sich nun bei *H. pomatia* die Statocyste im Leben wegen der Undurchsichtigkeit des Tieres niemals in diesem selbst beobachten, sondern man bleibt immer auf herausgeschnittene Statocysten angewiesen; an solchen wurden dann auch die folgenden Beobachtungen angestellt, aus denen, wie ich glaube, klar hervorgeht, daß die Wimperbewegung und das durch sie veranlaßte Oszillieren der Statolithen als eine durchaus normale Tätigkeit der Statocyste aufgefaßt werden muß.

Für die beschriebene Art der Bewegung schließt sich nach ihrer Art zunächst die Druckwirkung aus; zwar entsteht eine Bewegung

der Statolithen auch durch Pressen und durch die dabei auftretenden Strömungen auch eine solche der Wimpern, die jedoch der Ursache zufolge nur von kurzer Dauer sein kann. Auch zeigten nicht mit einem Deckglas bedeckte Statocysten ebenfalls Bewegung ihres Inhalts.



Textfig. 14. Textfig. 15. Textfig. 16. Textfig. 17. Textfig. 18.

Textfig. 19.

Textfig. 14–19. Statolithen aus der Statocyste von *H. pomatia.*
14—18: Vergr. 1200:1; 19: 570:1.

Die zweite Möglichkeit, daß die Wimperbewegung eine dem absterbenden Epithel zukommende Eigenschaft wäre, ist schon wegen der ungemein gleichmäßigen Art der Bewegung zurückzuweisen, vor allem aber auf Grund ihrer langen Dauer und des ganz allmählichen Nachlassens beim Absterben des Tieres. Eine frisch herausgeschnittene

Statocyste zeigt eine unverändert heftige Wimperbewegung, etwa zweieinhalb Stunden lang, dann wird sie schwächer und hört schließlich ganz auf. Der schwächeren Bewegung der Wimpern entspricht auch eine solche, mehr rollende der Statolithen. Mit dem Aufhören der Bewegung scheinen sich die Wimpern umzulegen, denn in toten Statocysten liegen die Statolithen dem Epithel unmittelbar auf. Wie sich so ein allmähliches Nachlassen der Bewegung beim Absterben des Statocystenepithels bemerkbar macht, so auch beim Absterben des Tieres, nur daß es dort natürlich längere Zeit erfordert. Es wurde verschiedenen Schnecken der Kopf abgeschnitten und in der Körperflüssigkeit der Schnecken aufbewahrt; bei Prüfung auf die Dauer der Wimperbewegung nach verschiedenen Zeiten zeigte sich dann, daß sie nach 12 Stunden noch unvermindert fortbestand, nach etwa 24 Stunden jedoch stark nachgelassen hatte und schon nach wenigen Minuten unter dem Deckglas erstarb. Es läßt sich merkwürdigerweise an solch absterbenden Statocysten durch leichten Druck das Wimperspiel auf kurze Zeit neu beleben, nie jedoch an der wirklich toten Statocyste hervorrufen. Ruhepausen im Wimperschlag treten nicht ein; daß es sich um eine unwillkürliche Bewegung handelt, geht aus ihrer Fortdauer nach dem Herausschneiden und dem damit verbundenen Durchschneiden des *N. staticus* hervor. Eine Bewegung der Statolithen findet auch an der Stelle des Herantritts des Nerven statt, jedoch konnte ich eine solche derjenigen Statolithen, die in die trichterförmige Hervorstülpung des Epithels eingedrungen waren, nie feststellen; durch das Hineinpressen der Statolithen dürften wohl auch die dort etwa vorhandenen Wimpern zerstört werden.

Durch die Bewegung der Wimpern wird verhindert, daß die Statolithen den Härchen dauernd aufliegen, auch können sie so nicht zwischen diese und direkt zu dem Epithel gelangen; ob vielleicht hierin die Bedeutung des Wimperschlages für die Funktion des Organes zu suchen ist, läßt sich, da ein Beweis nicht erbracht werden kann, nicht entscheiden.

Marburg i. H., Juli 1919.

Literaturverzeichnis.

1. Allmann, G. J. On the anatomy of Actaeon. Annals of nat. hist. Vol. XVI. 1845.
2. Beck, K. Anatomie deutscher Buliminus-Arten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 48. 1912.
3. Beneden, v. J. Recherches sur le développement des Aplysies. Ann. d. sc. nat. Tome 15. Febr. 1841.

4. Böhmig, L. Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems einiger pulmonaten Gastropoden. H. pomatia u. Limnaeus stagnalis. Inaug.-Dissert. Leipzig 1883.
5. Buddenbrock, W. v. Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung Pecten. Sitzgsber. Heidelb. Acad. d. Wiss. Math.-nat. Klasse. Jhrg. 1911.
6. —, — Die Statocyste von Pecten, ihre Histologie und Physiologie. Zool. Jahrb. Bd. 35. 1915.
7. Claparède, E. Cyclostomatis elegantis anatome. Dissert. inaug. Berlin 1857.
8. Claus, C. Das Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
9. —,— Über den akustischen Apparat im Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1876.
10. Delage, Y. Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Arch. de zool. expérim. 2. Serie. Bd. V. 1887.
11. Delle Chiaje. Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore. Tomo primo. Napoli 1841.
12. Eydoux und Souleyet. Mitteilungen, Frorieps neue Notizen. Nr. 174. 1838.
13. Frey, H. Über die Entwicklung der Gehörwerkzeuge der Mollusken. Götting. gel. Anz. 29. 30. St. 1845 u. Arch. f. Naturg. 11. Jahrg. I. Bd. Berlin 1845.
14. Gegenbaur, C. Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855.
15. Hancock, A. und Embleton, D. On the anatomy of Eolis. Ann. of. nat. hist. Vol. XV. 1845.
16. —, — On the anatomy of Doris. Philos. Transact. 1852.
17. Huxley, Th. H. On the Morphology of the Cephalous Molluska, as illustrated by the Anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda, collected etc. Philos. Transact. of the R. S. of London Vol. 143. 1853.
18. Ilyin, P. Das Gehörbläschen als Gleichgewichtsorgan bei den Pterotracheiden. Centralbl. f. Physiologie Bd. XIII. 1900.
19. Krohn, A. Beobachtungen über die Kristalle enthaltenden Bläschen am Schlundring der Mollusken. Fror. neue Not. Bd. XIV. 1840.
20. —,— Beobachtungen aus der Entwicklungsgeschichte der Pteropoden. Müllers Archiv 1856. Heft V.
21. Kölliker, J. Über das Gehörorgan der Mollusken. Fror. neue Not. Bd. 25. 1843.
22. Kunze, H. Zur Topographie und Histologie des zentralen Nervensystems von H. pomatia. Zeitschr. f. wiss. Zool. 118. Bd. 1917.
23. Lacaze-Duthiers, H. Du systeme nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques. Arch. de zool. expérim. Vol. I. 1872.
24. —,— Otocystes ou capsules auditives des Mollusques (Gastéropodes) Arch. de zool. expérim. Bd. I. 1872.
25. —, — Mémoire sur les organes de l'audition (otolithes) de quelques animaux invertébrés. Comptes rend. des Sé. de l'Acad. des sc. Tome 67. Paris 1868.
26. Laurent, J. L. Appendice aux recherches sur la signification d'un organe nouvellement découvert dans les Mollusques. Ann. franc. et étrangères d'anat. et phys. 1839.

27. Leydig, F. Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I.
28. —, — Anatomische Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1863.
29. —, — Über Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1850. Bd. II.
30. —,— Über das Gehörorgan der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. 1871.
31. Mangold, E. Gehörsinn und statischer Sinn. In: H. Wintersteins Handbuch der Physiologie. Bd. IV. Jena 1913.
32. Meisenheimer, J. Die Weinbergschnecke. Leipzig 1912.
33. Milne-Edwards. H. Sur les organes auditifs des Firoles. Ann. d. sciences nat. Zool. 1852. 3. Serie. Bd. XVII.
34. Moquin-Tandon. Histoire naturelle des Mollusques de France. Bd. VI. 1855.
35. Nabias, B. de. Structure du système nerveux des Gastéropodes. Compt. Rend. Soc. Biol. 9. série Tome V. 1893.
36. —, — Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes. 1894.
37. Plate, L. H. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zool. Jahrb. Anat. Abtlg. 11. Bd. 1898.
38. Pouchet, I. Note sur le développement de l'embryon des Limnées. Ann. des sc. nat. 2. Serie X. Bd. 1838.
39. Pütter, A. Die Flimmerbewegung. Erg. der Physiologie. II. Abtlg. II. Jahrg. 1904.
40. Ranke, J. Der Gehörgang und das Gehörorgan bei Pterotrachea Zeitschr. f. wiss. Zool. Suppl. zu Bd. XXV. 1875.
41. —, — Das akustische Organ im Ohre der Pterotrachea. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
42. Schmidt, A. Über das Gehörorgan der Mollusken. Zeitschr. f. d. gesamten Naturw. Bd. VII. 1856.
43. Schmidt, F. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. I. Die Entwicklung des Nervensystems. Inaug. Dissert. Dorpat. 1891.
44. Schmidt, W. Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 48. 1912.
45. Simroth, H. Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.
46. Schmalz, E. Zur Morphologie des Nervensystems von H. pomatia. Inaug. Dissert. Marburg 1914.
47. Siebold, C. Th. v. Über das Gehörorgan der Mollusken. Arch. f. Naturg. VII. Jahrg. Bd. I. Berlin 1841.
48. —,— Handbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin 1848.
49. Tschachotin, S. Die Statocyste der Heteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90. 1908.
50. Yung, E. La psychologie de l'escargot. Actes de la soc. helv. des sc. nat. 76. sess. Lausanne 1893.

Die Zellkerne einiger Dipterenlarven und ihre Entwicklung.

Von

Ernst Tänzer (Merseburg).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle. Direktor Prof. Dr. Haecker.)

Mit Tafel VI und 19 Figuren im Text.

Einleitung.

Wie die morphologisch-anatomische Forschung einzelne Vertreter des Tierreichs bevorzugte, so stellte auch die cytologische Forschung eine beschränkte Reihe von Objekten in den Brennpunkt ihres Interesses. Hierfür mögen besonders günstige Untersuchungsbedingungen verantwortlich sein. Andererseits ist es wohl gerade die Schwierigkeit der Methode und der Erklärung gewesen, welche immer von neuem reizte oder zu neuen Deutungen herausforderte. Neben Objekten, die wegen der Regelmäßigkeit ihrer Bilder zum Ausgangspunkt der Forschung gewählt wurden, waren es auch Objekte, die wegen ihrer isolierten Stellung sich schwer verstehen und in den Vorstellungskreis kaum einreihen ließen. Der eine oder der andere der angeführten Gründe führte nun zu einer wiederholten Untersuchung der Speicheldrüsenkerne der Chironomuslarve: die Größe ihrer Kerne und deren relativ leichte Lebendbeobachtung auf der einen Seite, die Schwierigkeit, ihre Kernstruktur mit den andern Kerntypen in Beziehung zu setzen, sind wohl hauptsächlich anzuführen. So beschäftigt sich auch die vorliegende Arbeit mit dem Kerntypus der Chironomuslarve. Die Untersuchung erstreckt sich auf die Kerne der Speicheldrüsen und anderer Gewebe. Es galt die Verbreitung des Kerntyps der Speicheldrüsen in den übrigen Geweben zu verfolgen, dessen Bedeutung dem Verständnis näher zu führen, die Entwicklung der Speicheldrüsenkerne sowohl überlebend zu verfolgen, wie auch bei einer anderen Dipterenlarve nachzuprüfen.

Bevor ich zu meinen Ausführungen übergehe, möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Haecker für die Anregung zu dieser Arbeit und die in jeder Weise entgegenkommende Unter-

stützung der durch den Krieg nicht unerheblich gestörten Untersuchungen meinen wärmsten Dank aussprechen. Auch fühle ich mich Herrn Professor Dr. Brüel für viele wertvolle Anregungen zu Dank verpflichtet.

Literatur.

Balbiani entdeckte 1881 im Kernlumen der Speicheldrüsen der Chironomuslarve einen cylindrischen, unregelmäßig gerollten quergestreiften Faden, der mit dem Nucleolus in Verbindung steht. Schon Balbiani hatte die Frage nach der Identität dieses Kernfadens mit dem Kerngerüst der übrigen Kerne aufgeworfen: er glaubt, daß keiner an der Homologie des Fadens mit dem Kerngerüst zweifeln könne. Die dunklen Scheiben repräsentieren nach ihm das Chromatin, die hellen eine Zwischensubstanz. Nach Leydig (1883) beschränkt sich die Querstreifung auf die Peripherie des Fadenzylinders, ohne aber bloß Faltung oder Leistenbildung zu sein. Außer einer Querstreifung soll der Kernfaden noch eine Längsstreifung besitzen. Leydig stellt zum ersten Male die Frage nach der wirklichen Existenz des Fadens, ausgehend von der Lebenduntersuchung, bei welcher er findet, daß die Kernfäden erst allmählich auftauchen. Er spricht sich gegen die Ansicht aus, als läge hier ein Kunstprodukt (Gerinnungsprodukt des Protoplasmas infolge Absterbens der Zelle) vor. Als Grund für das verzögerte Auftreten der Kernfäden führt Leydig die Lichtbrechungsverhältnisse an. Korschelt (1884) untersuchte gleichfalls die Speicheldrüsenkerne von *Chironomus* am überlebenden Objekt. Er findet bei Beginn der Untersuchung im Kern nur den Kernkörper, während der übrige Inhalt völlig homogen erscheint. »Aber schon nach kurzer Zeit tritt ein quergestreiftes Gebilde hervor, welches zunächst voluminös, dann aber immer dünner sich gewissermaßen — wie auch der Kernkörper — zusammmenziehend erscheint«. Die Querstreifung des Fadens erklärt Korschelt durch Faltung seiner Oberfläche. Flemming (1882) betont die große Ähnlichket des Zustandes der Chironomuskerne mit den Anfangs- und Endstadien der Zellteilung. »Über Unsichtbarkeit lebendiger Kernstrukturen« (1892) läßt sich gewiß ganz mit Grund sagen, daß das Sichtbarwerden der Kernstrukturen in einzelnen Fällen »eine postmortale Erscheinung ist, aber keineswegs, daß dieselben damit Kunstprodukte wären«. »Man wird wohl nicht daran denken können, daß so eigentümlich gebaute Gebilde wie die Fäden in den Speicheldrüsenkernen der Chironomuslarve immer in gleicher Form und mit Anfügung an den Kernkörper als bloße Ge-

rinnung auf Grund des Todes oder der Reagentienwirkung auftreten sollten«. Bei Untersuchung von jungen Chironomuslarven von 3,3 bis 4 mm Länge fand KULAGIN (1905) im Zellkern deutliche kleine Chromatinkörnchen, von denen eins (wohl der Nucleolus) größer als die andern war. KULAGIN stellt sich den Gang der Differenzierung des Zellkerns bei *Chironomus* wie folgt vor: »Die Zellkerne der eben ausgeschlüpften Larven bestehen aus einer mehr oder weniger kompakten Chromatinsubstanz. Derartige Zellen haben LEYDIG und KORSCHELT gesehen. Darauf zerfallen die Zellkerne in eine Reihe von abgesonderten Chromatinkörnchen, die bei weiterer Entwicklung quergestreift werden und die sich schließlich, indem sie sich um einander schlingen, zu einem quergestreiften Band gestalten«. Im Gegensatz zu ERHARD (1910), der auf Grund seiner Farbreaktionen (Boraxcarmin und Methylgrün) in dem Kernfaden die Nucleolarsubstanz, in den sogenannten Nucleolen, den »BALBIANIschen« Ringen und dem Maschenwerk der Kernchromiolen die echten chromatischen Elemente des Kerns sehen will, sind die andern Untersucher übereinstimmend der Ansicht, daß die Nucleolen auch der Nucleolarsubstanz entsprechen und daß die Fäden aus alternierenden chromatischen und achromatischen Scheiben zusammengesetzt sind. Schon BALBIANI hatte, wie schon erwähnt, auf Grund von Reagentienbehandlung die dunklen Querscheiben als Chromatin und die Kernkörper als Nucleolen angesehen. Die hellen Scheiben bestehen nach ihm aus einer flüssigen oder halbflüssigen Substanz. Nach FAUSSEK (1913) bestehen Kernfaden und Nucleolus aus Oxy- und Basichromatin: Die dunklen Scheiben färben sich elektiv basisch (mit Phenosafranin). Die Zwischenscheiben sind diffus gefärbt durch die saure Farbe (Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, Hämatoxylin nach BÖHMER). Das Kernkörperchen besteht aus einer inneren kompakteren basophilen und einer äußeren oxyphilen Substanz. ALVERDES (1913) lehnt diese Darstellung ab mit dem Hinweis auf die falsche Methodik FAUSSEKs (nach Sublimat Safranin). Außer Kernfäden und Nucleolen beschreibt FAUSSEK noch Achromatinelemente, die jedoch nur an gefärbten Präparaten sichtbar sind (nach LEYDIG radiäre Fortsätze des Kernkörperchens). Die Lininfäden verflechten sich zu einer Art Netz, in dessen Strängen zahlreiche Körner von unregelmäßiger Form eingelagert sind, zum Teil aus basophiler, zum größten Teile aber aus oxyphiler Substanz (Chromiolen nach ERHARD, HERWERDEN und ALVERDES). Der Kernfaden wird von einer feinen strukturlosen Membran umschlossen, an welcher sich die Lininfäden anheften. VAN HERWERDEN (1910 und 1911) bestreitet auf

Grund ihrer mikrochemischen Untersuchungen die oben geschilderte ERHARDsche Auffassung: Schwellung und Verschwinden des Fadens in *Aqua destillata* und schwachen Alkalien, Verschwinden des Fadens durch Behandlung mit 10% NaCl bei anfänglicher Erhaltung des Nucleolus sind die Stützen dieser Ablehnung. VAN HERWERDEN führt das verspätete Auftreten des Fadens in den überlebend untersuchten Kernen zurück auf die ungenügende Befreiung von dem der Larve anhaftenden Wasser; die Struktur des Fadens tritt nach ihr erst nach der Verdunstung hervor. Ferner fand VAN HERWERDEN die Kerne bereits im lebenden Tier bei jungen durchsichtigen Larven, so daß die wirkliche Existenz des Fadens damit entschieden wäre. Sie hatte bei ihren Untersuchungen der Fäden der Speicheldrüse von *Chironomus* Spiralen gefunden. Ebenso bildet RAMBOUSEK (1912)[1] Spiralen ab. Im Vergleich mit den VAN HERWERDENschen Präparaten war BOLSIUS (1911) zu dem Schluß gekommen, daß bei den einzelnen Chironomusarten nicht bloß Unterschiede in der Zellzahl der Speicheldrüsen bestehen, sondern daß diese auch bezüglich ihrer Kernstruktur differieren: VAN HERWERDENS Präparate (Drüse mit etwa 50 Zellen) zeigten Spiralfäden, während die Kerne der BOLSIUSschen Präparate — es waren die alten von CARNOY — Fäden aufwiesen, in denen die Zusammensetzung aus alterierenden Chromatin- und Achromatinscheiben nicht zu verleugnen war (Speicheldrüse mit etwa 25 Zellen). BOLSIUS gibt im Speicheldrüsenkern der Chironomuslarve mehrere Fadenstücke an (von einem Nucleolus ist auf seinen Figuren nichts zu sehen).

So war über die Struktur des Fadens eine gewisse Klarheit geschaffen Über die Bedeutung und den Zusammenhang mit andern Kernstrukturen wußte man noch sehr wenig. Zu diesem Zwecke untersuchte ALVERDES (1912 und 1913) erstmalig die Entwicklung der Speicheldrüsenkerne in der postembryonalen Metamorphose von *Chironomus*. In der eben ausgeschlüpften Larve fand er neben einem ziemlich großen Nucleolus ein achromatisches Gerüst, auf dem Chromatinbrocken verteilt sind. Ein Kernfaden war nicht vorhanden. Erst nach 2 Wochen beginnt sich dieser zu bilden; »Das Chromatin ordnet sich auf den Fäden in

---

[1]) RAMBOUSEK, FR. Cytologische Verhältnisse der Speicheldrüsen der Chironomuslarve. Sitzungsber. der königl. böhm. Ges. d. Wissensch. Math. naturwissensch. Klasse. 1912. Wegen des Boykottes, den Böhmen gegenüber Deutschland erklärte, war es mir unmöglich, ein tschechisches Wörterbuch zu erhalten. Doch lassen Text und Abbildungen schließen, daß der genannte Autor nicht über das bisher Bekannte hinausgedrungen ist.

bestimmten Regionen an«. Durch Parallellagerung zweier Achromatinstränge mitsamt ihrer Chromatinkörner kommt nach ALVERDES der Faden zustande. Die Parallelstränge »werden durch Querfäden miteinander verbunden und in den Knotenpunkten liegt das Chromatin«. »Die Querverbindungen werden kürzer und die Chromatinbrocken stoßen zusammen«. Diese können sich zu einem einzigen größeren vereinigen. Außerdem treten dazu die bisher noch isolierten Chromatinkörner, »so daß bald außerhalb des Kernfadens kein Chromatin mehr vorhanden ist. Durch Aneinanderlagerung der achromatischen Stränge bildet sich eine homogene achromatische Achse«. Der Faden entwickelt sich also, wie BRÜEL (1915) sagt, »durch bündelweise erfolgende Parallellagerung von Gerüststrängen und Verschmelzung von Chromogranula«. Die Verbindung zwischen Kernfaden und Nucleolus erfolgt nach ALVERDES durch Anlagerung zweier Gerüstfäden an den Nucleolus und deren Anschluß an den sich bildenden Kernfaden. »Wenn der Kernfaden ausgebildet ist, besitzt die Larve eine Körperlänge von etwa $3^1/_2$ mm«.

ALVERDES entschied die BOLSIUS-VAN HERWERDENsche Kontroverse durch Nachweis eines Spiralenstadiums in der Kernfadenentwicklung. Anstelle der Querscheiben treten zwei um eine achromatische Achse laufende sich kreuzende Fäden. Die Spiralen entstehen durch Auswüchse der chromatischen Scheiben, welche auf die benachbarten Scheiben zustreben. Sie ziehen an der Peripherie des Kernfadens hin und suchen denselben oberflächlich in schräger Richtung zu umwachsen, um sich mit dem ihnen entgegenkommenden Fortsatz einer anderen Scheibe zum halben Umgang einer Spirale zu vereinigen. Später wird dieser Prozeß rückläufig rückgängig gemacht, so daß bei ausgewachsenen Larven nur der quergestreifte Faden zu finden ist. Durch das Spiralenstadium sieht ALVERDES den Beweis für erbracht, daß das Chromatin die wichtigere Substanz ist, die sich in der Hauptsache betätigt. ALVERDES setzt ferner den Kernfaden bei *Chironomus* in Parallele zu den Spiremfäden sich zur Teilung anschickender Kerne.

Seit der Entdeckung des Kernfadens in den Speicheldrüsen von *Chironomus* durch BALBIANI wurde die Aufmerksamkeit auch auf andere Dipterenlarven und deren Gewebe gerichtet. CARNOY (1884) betrachtet überhaupt den gestreiften Kernfaden nur als Spezialfall des nach seiner Ansicht für alle ruhenden Kerne charakteristischen, gewundenen Nucleinfadens. Er selbst konstatierte diesen Typ bei der Hydrophiluslarve, bei einer Chrysalis einer Hymenoptere, in einer jungen *Trachee* von »Asticot«, ferner bei einer Muscidenpuppe. VAN GEHUCHTEN (1889

und 1890) fand quergestreifte Kernfäden, bestehend aus verschieden großen Stücken in variabler Zahl in den Anhangsdrüsen des Darms (glandes annexes blanches) und in den Intestinumzellen der Ptychopteralarve. Die Kerne »sur toute la partie de l'oesophage, qui traverse la cavité inférieure du proventricule« sind reich an Nuclein. Dieses hat die Form von sehr unregelmäßig konturierten Bändern (cordon); und zwar finden sich mehrere Stücke in ein und demselben Kern. Die Epithelzellkerne der mittleren Schicht im Proventriculus umschließen einen dicken, einheitlich geknäulten Nucleinfaden, der sich an einen Nucleolus schließt. Der Kern »du paroi propre du proventricule« ist groß. Man sieht in ihm nur einen wenig dicken Faden; hier läßt sich nicht entscheiden, ob dieser einheitlich oder in mehrere Bruchstücke zerfallen ist. Im Proventriculusepithel beobachtete VAN GEHUCHTEN etwas über der ringförmigen Einschnürung des Proventriculus stäbchensaumfreie kleine Zellen, die, dicht beieinander, eine Masse von Spezialzellen darstellen sollen. Ihre kleinen Kerne enthalten außer dem Nucleolus nur ein Paar Chromatinbalken. Unterhalb der genannten ringförmigen Einschnürung enthalten die kubischen Proventriculuszellen einen relativ großen Kern, der ein bis zwei Nucleolen und eine große Zahl von Chromatingranula einschließt. In den Sekretionszellen des Mitteldarms (cellules glandulaires) findet man im Kern außer einem großen Nucleolus eine große Anzahl von Chromatingranula, die meistens der Kernmembran angefügt sind. Die Kernstruktur ist dieselbe bei der ruhenden, wie bei der sezernierenden Zelle. Zwischen den Drüsenzellen finden sich sehr kleine Zellen, mit sehr kleinen, nucleinarmen Kernen (oft nur ein Nucleolus), Die Kerne der acht Anhangsdrüsen des Mitteldarms haben dieselbe Struktur wie die Sekretionszellen des Chylusdarms. Die Kerne der Absorptionszellen enthalten typische gestreifte Kernfäden. Nucleolen fehlen jedoch. Auch im Dickdarm konnte VAN GEHUCHTEN einen dünnen, feingestreiften Kernfaden (Absorptionszellen?) nachweisen. Einen Zusammenhang von Kernstruktur und Zellfunktion bestreitet der genannte Autor, weil der Kern sich während der verschiedensten Funktionsphasen (vgl. oben) nicht verändert. Bezüglich des feineren Baues des Fadens lehnt VAN GEHUCHTEN die KORSCHELTsche Auffassung ab, als sei die Querstreifung ein Ausdruck der Faltung. Er kann die quergestreiften Fäden, die am konservierten Kern deutlich sichtbar sind, nicht lebend erkennen. R. HERTWIG fand den gestreiften Kernfaden in der Speicheldrüse der Culexlarve (einer Notiz bei ERHARD zufolge), R. GROSS (1916) in den Malpighischen Gefäßen der Corethralarve; VANEY (1902) fand,

»ce cordon chromatique avec des striés transversales bien tranchées« auch in den Speicheldrüsenkernen der Larven von *Simulia* und *Tanypus*.

Die Verbreitung unseres Kerntypus in den Geweben der Chironomuslarve hat bereits BALBIANI erwähnt (Intestinum, Malpighische Gefäße, Hypodermis, Muskeln usw.). Die Kerne in den anderen Geweben der Chironomuslarve ähneln nach KORSCHELT mehr den Zellkernen der Speicheldrüsen von jüngeren Larven. Bei Untersuchung der Speicheldrüsen letzterer fanden sich nach genanntem Autor zwischen gewöhnlichen Zellen noch kleinere, etwa halb so große; in ihren Kernen war die Querstreifung nicht so deutlich. Die im Vergleich zu den entsprechenden Gebilden der Speicheldrüse kleinen Kernkörper aus dem Darmepithel hängen gleichfalls mit den »Bändern« zusammen. Letztere werden als dünn und knotig geschildert. Zuweilen sollen die Kernkörper ganz fehlen. In diesem Falle beobachtete KORSCHELT den größten Teil des Kernes an Methylgrünpräparaten von grünen Körnern erfüllt, die sich perlschnurartig aneinanderreihten. »Sie umgeben einen größeren, ganz schwach gefärbten Körper; das Ganze macht den Eindruck, als ob das Band in lauter Stücke zerfallen sei«. FAUSSEK stellte die Behauptung auf, daß der Entwicklungsgrad des Kernfadens in Zusammenhang mit der Größe und folglich auch mit dem Alter des Fadens (je älter, desto schöner) stände; auch im Darm, den Malphigischen Gefäßen, den Nervenzellen von *Chironomus* vermutet er einen gewissen Zusammenhang mit der sekretorischen Tätigkeit der Zelle; Chromatinfäden sind nach ihm am häufigsten in Drüsenzellen. Er verwirft den Homologisierungsversuch mit der sogenannten Spiremstruktur des Kernes zu Beginn der Kernteilung; denn bei *Chironomus* finden sich die am meisten differenzierten Fäden in Kernen, die sich nicht mehr teilen.

Über die Entwicklung des Kernes während der postembryonalen Periode von *Musca vomitoria* hat AUERBACH (1874) folgende Angaben gemacht: bei der kürzlich ausgeschlüpften Larve findet man im Kern einen ziemlich großen, runden Nucleolus. Dieser spaltet sich (Kern 20—25 μ) sukzessive in eine große Zahl von Nucleolen (am 5. Tage über 30). »Es findet sich also statt der in den letzten Stadien so zahlreichen kleinen Nucleoli im einzelnen Kern sukzessive eine immer kleinere Zahl dunkler Innenkörper, welche aber dafür um so größer, zum Teil sehr groß sind und dabei die mannigfaltigsten unregelmäßigen Formen darbieten. Manche erscheinen in Form einer kurzen gebogenen Schnur mit allerlei runden Auftreibungen; andere sind unregelmäßig polyedrisch,

mit einzelnen Buckeln oder selbst fingerförmigen Anhängen besetzt, andere ganz oder an einer Seite flächenhaft verbreitert und zackig begrenzt, selbst fadenförmig verästelt«. In den jüngsten Kernen gibt AUERBACH eine dunklere Schattierung, gegen die Kernmembran hin, an. Erst in Kernen von 20 μ Durchmesser werden äußerst blasse und kleine Kügelchen (»intermediäre Kügelchen«) bemerkbar, welche mit dem Kern an Größe zunehmen und besonders an seiner Peripherie gehäuft sind. Später verschmelzen die Nucleolen wieder bzw. verschwinden sie durch »Erweichung« (Larven vom sechsten und siebenten Tage mit nur noch zwei Nucleolen).

Material und Methoden.

Zur Untersuchung gelangten die Larven folgender Dipteren: *Sayomyia* (*Corethra*), *Corethra* (*Mochlonyx*), *Stratiomys*, *Culex*, *Anopheles*, *Liriope* (*Ptychoptera*), *Eristalinus*, *Musca*, *Calliphora* und *Chironomus*. Von diesen wurden vor allem die Speicheldrüsen untersucht und zwar sowohl am überlebenden, wie am konservierten Material. Die Speicheldrüsen wurden aus dem Körper durch Abtrennen des Kopfes bzw. bei Fehlen desselben durch Herausreißen des Schlundes präpariert. So gelingt es meist, die am Kopf oder Schlund mit ihrem Ausführgang befestigten Drüsen frei zu bekommen. Diese Methode gestattet dann eine leichtere Handhabung des konservierten Materials, da die einzelne Drüse beim Wechseln der Flüssigkeiten leichter verloren gehen kann.

Soweit angängig, wurden die Gewebe bei Lebenduntersuchung in der Körperflüssigkeit belassen. War diese jedoch zu spärlich, so mußte zu indifferenten Lösungen gegriffen werden; und zwar bewährten sich am besten die RINGERsche und die RINGER-LOCKEsche Lösung. Sterile physiologische Kochsalzlösung mit chemisch reinem Kochsalz war auch noch relativ günstig, während gewöhnliche 0,7 %ige Kochsalzlösung Aufquellen und Verschwinden des Kerninhaltes zur Folge hatte. Es zeigt sich hier das gleiche Verhalten wie bei Wasserzusatz. Deshalb ist auch Vorbedingung jeder Lebenduntersuchung wie der Vorbereitung zur Konservierung vorsichtiges Abtrocknen der Larven auf Fließpapier. Vielfach wurde das lebend untersuchte Gewebe noch gegen verändernde Lufteinflüsse geschützt durch eine Paraffinumrandung des Deckgläschens. Die Zeit zwischen Präparation und Beobachtung des überlebenden Objekts wurde möglichst eingeschränkt, um nekrotische Bilder zu vermeiden. Konserviert wurde nach RIPART und PETIT, GILSON, BOUIN, ZENKER, HERMANN, mit Sublimateisessig, Sublimatalkohol, Methylgrünessigsäure und FLEMMINGscher Lösung.

Die Präparation wurde so eingerichtet, daß das Gewebe sofort in die Konservierungsflüssigkeit kam (zum Teil wurde in dieser präpariert). Gefärbt wurde mit Boraxcarmin (bei Totalpräparaten starke Färbung und nachfolgend lange Differenzierung), Hämatoxylin nach Delafield, Benda oder Heidenhain, nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain, ferner mit Safranin. Für Totalpräparate bewährte sich am besten $^1/_2$ Sublimat und 2 Eisessig und nachfolgende Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield, für Schnitte Safraninfärbung nach Flemmingfixierung. Als Intermedium beim Einbetten diente Chloroform; als Eindeckungsmittel gelangte Kanadabalsam, Glycerin und Rizinusöl zur Verwendung. Beim Aufkleben der Schnitte wurde Eiweißglycerin stets vermieden, um künstliche Strukturbilder zu verhindern. Zur Untersuchung sowohl des lebenden, wie des konservierten Materials wurden die Winkelsche, apochromatische, homogene Immersion 2 mm und der Reichertsche Apochromat 1,5 mm vorwiegend benutzt. Eine 200kerzige Osram-Azo-Lampe erwies sich als sehr zweckdienlich.

Spezieller Teil.

Die Speicheldrüsenkerne einiger älterer Dipterenlarven am lebenden und konservierten Objekt.

Die Speicheldrüse der Culexlarve besteht aus einem dünnen langgestreckten Teil und einer traubigen Endblase. Lebenduntersuchung (in Ringer-Lockescher Lösung) und Untersuchung der konservierten Drüse zeigten keinerlei Unterschiede in den Kernen beider Teile. Nur sind die Kerne in der Endblase etwas größer als die in dem Anfangsabschnitt. Ein dichtgedrängter, gestreifter Faden und ein meist rundlicher Nucleolus waren hier zu beobachten.

Bei der Anopheleslarve läßt sich der Fadenknäuel bei geeigneter Einstellung und mit stärkeren Objektiven schon am lebenden Tiere (jüngeren Larven) feststellen, da die durchsichtigen seitlichen Thoraxpartien die großen glänzenden Blasen der Speicheldrüsen deutlich durchschimmern lassen.

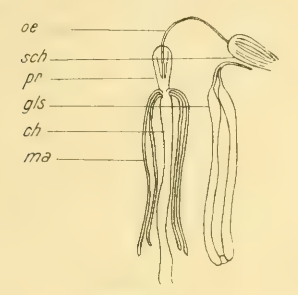
Der Kern der Speicheldrüse der Sayomyialarve umschließt einen oft unregelmäßig konturierten Kernkörper und einen deutlich quergestreiften Kernfaden. Auch hier kann man schon an der lebenden Larve (bei Rückenlage und geeignetem Deckglasdruck) infolge deren großer Durchsichtigkeit die Kernstruktur feststellen.

Gleichfalls ein dichter, quergestreifter Fadenknäuel ist in den Speicheldrüsenkernen der Corethralarve überlebend zu beobachten.

In den neben dem Oesophagus sich lang hinstreckenden Speicheldrüsen der Larve von Liriope (*Ptychoptera*) ist bei Untersuchung in Körperflüssigkeit der gestreifte Kernfaden deutlich.

Die Speicheldrüsenkerne der Stratiomyslarve enthalten außer dem gestreiften Kernfaden eine große Zahl kleiner Nucleolen. Am konservierten Kern erscheinen diese im Gegensatz zu dem mit Hämatoxylin dunkel gefärbten Chromatin ganz blaß.

Die langen Speicheldrüsen der Eristalinuslarve (Textfig. A *gls*) (das Material entstammt dem jauchigen Abfluß eines Rinderstalls)



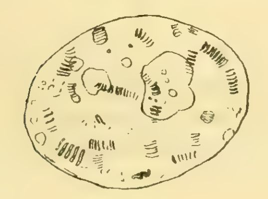
Textfig. A.

Vorderer Darmtraktus der Eristalinus-Larve. *oe* = Oesophagus, *schl* = Schlundkopf, *pr* = Proventriculus, *gls* = Speicheldrüse, *ch* = Chylusdarm, *ma* = Magenanhänge.



Textfig. B.

Speicheldrüse von Eristalinus (Teilansicht) überlebend, Kernstruktur nicht berücksichtigt.



Textfig. C.

Eristalinus-Larve: Speicheldrüsenkern überlebend.



Textfig. D.

Eristalinus-Larve: Speicheldrüsenkerne eines Tieres (nur die Nukleolen sind gezeichnet).

sind von Tracheen dicht umsponnen (Textfig. B). In dem Drüsenlumen beobachtet man nicht selten rundliche Sekrettropfen. Die mit einer spiraligen Intima ausgestatteten Ausfuhrgänge der Drüsen vereinigen sich bald zu einem gemeinsamen Endabschnitt (Fig. 1). An dem gegen den Ausführgang liegenden Ende der Speicheldrüse befindet sich eine ziemlich breite Imaginalzone (*i*), aus der die Speicheldrüse der Imago hervorgeht. Es handelt sich um kleine, dicht bei einander liegende Zellen, die sich allmählich gegen die hexagonalen Zellen der Speicheldrüse (*s*) zu vergrößern. Bei der meist in der reichlichen Blutflüssigkeit

untersuchten Speicheldrüse erkennt man im Kern mehrere, verschieden begrenzte Nucleolen und einen deutlich quergestreiften, dicht verknäulten Kernfaden (Textfig. C). Doch ist es unmöglich, dessen Verlauf im einzelnen zu verfolgen. So sind bei Textfig. C auch nur die in der Beobachtungsebene gelegenen Elemente gezeichnet. Was zunächst die Nucleolen betrifft, so schwankt ihre Zahl und Größe oft bei demselben Tier beträchtlich (1—11 vgl. Textfig. D). Neben rundlichen Formen beobachtet man auch gelappte und ausgebuchtete Kernkörper. Nicht selten findet man in ihnen Vacuolen. Ob der Kernfaden eine besondere Wand (paroi, sorte d'étui nach *Carnoy*) besitzt, läßt sich am überlebenden Kern nicht feststellen. Im allgemeinen sieht man hier nur nebeneinander liegende, dunkle Bälkchen (Scheiben) (Textfig. C), die den Chromatinscheiben der gefärbten Präparate entsprechen. Bei genauerer Betrachtung wird ein hyalines Achromatin zwischen den dunklen Scheiben sichtbar. Daß dieses nicht ohne weiteres als solches zu erkennen ist, liegt vermutlich an den dem Kernsaft entsprechenden Lichtbrechungsverhältnissen. Methylgrün-Essigsäurezusatz läßt es sofort erscheinen; doch gleichzeitig erscheint der Faden wie korrodiert und geschrumpft. Auch verquillt der lebende Kern außerordentlich rasch und der Faden weist dann unregelmäßige Figuren auf. Daher ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob das Bild unserer Textfig. E als Schrumpfungsbeginn zu deuten ist, oder als natürliche Erscheinung.



Textfig. E.
Fadenstück aus dem Kern der Speicheldrüse von Eristalinus (Larve); überlebend.

Die Untersuchung des feineren Baues des Kernes geschah am Schnittpräparat (Fig. 3). Hier erscheint der Faden deutlich zusammengesetzt aus Chromatin- und Achromatinscheiben. Erstere sind teilweise homogen, teilweise erscheinen sie zusammengesetzt aus kleinsten Körnchen. Zum Teil lagern sich an der Chromatinscheibe gröbere Körnchen an, so daß erstere leicht knotig erscheint (Fig. 4c). Auch das Achromatin der Zwischenscheiben ist nicht selten fein granuliert (Fig. 4). Auf Fadenquerschnitten sieht man neben deutlichen Chromatin- und Achromatinvollscheiben solche Schnitte, die eine stärkere gefärbte Außenzone besitzen (Fig. 5a). Das würde dann überleiten zu Chromatinringen, die die achromatische Achse umspannen (Fig. 5b). Einzelne Chromatinbalken verlaufen nun nicht senkrecht zur Fadenrichtung, sondern schief (Fig. 6g). Auch spiralige Stadien gelangten zur Beobachtung (Fig. 6 c d), die zum Teil den Eindruck von Doppelspiralen machten (Fig. 6i). Spiralstruktur und Scheibenanordnung kann in

demselben Kern nebeneinander bestehen; doch sind Spiralstadien seltener. Hie und da beobachtet man auch feine Längsfädchen zwischen den Chromatinscheiben, also eine Art Längsstreifung (Fig. 4b). Schwer zu entscheiden ist die Frage nach der Kontinuität des Kernfadens. Die Fadenwindungen sind zu dicht, als daß man diesen überall verfolgen könnte (wie bereits für den überlebenden Kern konstatiert ist). Doch immerhin läßt sich der Faden am konservierten Objekt (am Totalpräparat) große Strecken weit als zusammenhängend nachweisen. Bei einem genauer untersuchten Objekt (Fig. 2) bestand wenigstens Wahrscheinlichkeit auf Kontinuität. Ob eine Anheftung des Fadens an die Nucleolen, wie sie BALBIANI für *Chironomus* angibt, besteht, läßt sich nicht mit voller Sicherheit feststellen; denn bei der gedrängten Lage der Kernelemente können leicht künstliche Verbindungen entstehen bzw. vorgetäuscht werden (Fig. 3). Bezüglich Größe. Umriß und Färbbarkeit der Nucleolen bestehen große Unterschiede. Neben runden, sich mit Safranin intensiv färbenden Kernkörpern (vgl. Fig. 6h) finden wir blassere mit glänzenden Einschlüssen (Fig. 4a). Weiter finden wir große, ganz blaß gefärbte Nucleolen, die fast den ganzen Kern erfüllen (Fig. 3), ferner solche, die verschieden zusammengesetzt sind, d. h. wolkig gefärbte, dunkle Partien enthalten oder stärker sich färbende Randpartien oder Balken aufweisen, wie der sich an den Faden anschließende Körper der Fig. 5c. Möglicherweise handelt es sich hier überhaupt um Zerfalls- oder Stoffwechselprodukte des Kernfadens.

Außer Nucleolen und Kernfaden findet man im konservierten Kern ein Reticulum, ein körneliges, nicht gefärbtes Maschenwerk. Da ein solches am lebenden Objekt niemals beobachtet wurde, handelt es sich wohl um ein Fällungsprodukt des Kernsaftes. Die gegen Reagentienwirkung sehr widerstandsfähige Membran erscheint am konservierten Kern durch die Schnitt- und Reagentienwirkung oft etwas abgehoben von dem Zellplasma, bzw. in die Kernhöhle gerissen. Das würde für die wirkliche Existenz einer gesonderten Membran sprechen (also nicht eine bloß chemisch-physiologische Abgrenzung von Zellplasma und Kern).

Die Imaginalzone der Speicheldrüse springt in das Lumen des Ausführgangs, an den sie grenzt, etwas vor (Fig. 7). Ihre Zellen sind (am konservierten Objekt) hyaliner als das dicht granulierte Zellplasma der Sekretionszellen (vgl. auch Fig. 1). Die Kerne der Imaginalscheibe der Speicheldrüse sind bedeutend kleiner als die der sezernierenden Drüsenzellen. Nucleolen fehlen (Fig. 8b). Das Chromatin ist spärlich. Ein gestreifter Kernfaden ist nicht vorhanden. Statt dessen sieht man wurzelknotenähnliche Chromatinbrocken mit zarten Lininausläufern (Fig. 7). Öfters

sind die Chromogranula reihenförmig hinter einander geordnet, bisweilen durch Lininstränge verbunden. Nach dem sezernierenden Schlauch der Drüse zu nehmen die Kerne an Größe zu (Fig. 1) und nähern sich in ihrer Struktur den Fadenkernen (Fig. 8c—e). Die Zellkerne des Ausführgangs (Fig. 8a) sind im allgemeinen etwas größer als die der Imaginalzone; sie sind chromatinarm und enthalten außer einem kleinen Nucleolus zahlreiche nur schwach gefärbte Körner.

Die Speicheldrüsen der Larve von *Musca domestica* — das Material entstammte dem Miste einer Mäusezucht — hat im Bau große Ähnlichkeit mit der beschriebenen von *Eristalinus*. Auch hier ist die lange Speicheldrüse von Tracheen dicht umsponnen; gleichfalls findet sich eine Imaginalzone.

Der Fadenknäuel ist sehr dicht; auch hier erweist sich der Kernfaden als zusammengesetzt aus alternierenden, chromatischen und achromatischen Scheiben. Daneben gelangten auch Chromatinringe und spiralige Figuren zur Beobachtung (Fig. 9). Chromatin wie Achromatin erscheinen nicht selten fein granuliert. Bei *Musca* konnte eine ähnliche Befestigung des quergestreiften Fadens am Nucleolus nachgewiesen werden, wie bei *Chironomus* (Fig. 10). Auch fand sich wie bei *Eristalinus* im Kernlumen ein rinnseliges Reticulum, das auch hier wohl als Gerinnungsprodukt des Kernsaftes anzusprechen ist.

Bei einer Speicheldrüse kamen in der Imaginalzone eine Reihe von Mitosen zur Beobachtung. Diese sind insofern abweichend, als während der späten Metaphase (Fig. 11a) noch keine Auflösung der Kernmembran erfolgt ist. So sehen wir um die Äquatorialplatte eine freie Zone, die von einer rinnseligen Masse (Gerinnungsprodukte des Kernsaftes?) umschlossen wird. Die Auflösung der Membran muß sehr spät erfolgen. Fig. 11d zeigt einen Schnitt durch die Anaphase und zwar den einen Teilungspol mit seiner Sphäre. Hier ist die Membran gelöst. Die Chromosomen erscheinen homogen. Die dicht benachbarten Kerne der gleichen Zone sind ebenso inhaltsarm (Fig. 11b und c) wie die beschriebenen Kerne der gleichen Zone von *Eristalinus*. Bemerkt sei noch, daß die Mitosen in mittlerer Höhe der Imaginalzone lagen. Es kann sich danach wohl nicht um Bildung larvaler Funktionskerne handeln.

Die Entwicklung des Speicheldrüsenkerns.

Alverdes hatte in seiner Arbeit als erster das Ziel verfolgt, durch Untersuchung über das ontogenetische Zustandekommen des Fadens bei den Speicheldrüsenkernen der Chironomuslarve Klarheit zu erhalten zur Frage nach Bau und Beziehung des »Fadenkerns« zu anderen

Kernstrukturen. Um zu entscheiden, wie weit sich die dortgewonnene Darstellung bei den übrigen Dipterenlarven verallgemeinern ließe, habe ich ebenfalls postembryonale Stadien der Speicheldrüse und zwar speziell von *Calliphora* untersucht. Das Objekt wurde gewählt, wegen der Möglichkeit, leicht genügend Material zu erhalten. Außerdem gestatten die langen Drüsen auch bei der eben geschlüpften Larve eine leichte Präparation. Durch Auslegen von Pferdefleischstücken wurde der zur Beobachtung nötige Schmeiß erhalten. Die Fleischstücke wurden sodann mitsamt den darangelegten Eiern unter eine Fliegenglocke gebracht, um eine nochmalige Belegung zu verhindern.

Die Untersuchung wurde begonnen an Schnittpräparaten von Speicheldrüsenkernen der eben ausgeschlüpften, etwa 6 mm langen Larve. In diesen sieht man außer einem Nucleolus paarweise hinter einander geordnete Chromatinelemente, teilweise strickleiterartig verbunden durch zwei achromatische Längsstränge (Fig. 12). Die Chromatinelemente sind nicht selten der Kernmembran angelehnt. Am Totalpräparat (Fig. 12) zeigt sich der Kern dicht erfüllt mit diesen Körnerreihen: man beobachtet paarweise zusammengehörige Chromatinkörner, die sich in bandartiger Anordnung folgen. Hie und da sehen wir sie durch Längsfädchen unter einander verbunden. Die Doppelkörner ihrerseits sind bisweilen durch zarte Querbrücken verbunden. Vereinzelt begegnet man auch schon derberen Chromatinquerbalken. Bei Totalpräparaten scheint außer den eben beschriebenen Körnerzügen ein anderes Chromatingerüst nicht zu bestehen. Doch die Kleinheit der Objekte gestattet kein absolut sicheres Urteil. Körnchenförmige Elemente, wie sie häufig auf dem Schnitt erscheinen, können als Fadenanschnittsbilder oder als Querschnitte gedeutet werden, wie z. B. die Doppelkörner unserer Fig. 13 (rechts). Bei einigen Präparaten findet sich bereits die Andeutung einer achromatischen Achse (Fig. 14 links), der dann die Chromatinkörner angelagert erscheinen. Ja, die Fig. 15 zeigt ein Fadenstück, das bereits eine große Ähnlichkeit mit dem Fadenbild der älteren Chironomuslarven hat. Durch schiefe Anschnitte dieser Doppelkornreihen können unter Umständen auch gerüstähnliche Bilder vorgetäuscht werden (Fig. 16). In dem Nucleolus erkennt man nur selten hellere Einschlüsse (Fig. 14). An Stelle des einen Nucleolus treten sehr bald mehrere, die, wie hier eingefügt werden soll, nach Auerbach durch Zerspaltung des ursprünglichen Kernkörpers entstehen sollen. Fig. 17 gibt die Nucleolen von vier hintereinander folgenden Schnitten bei einer 29 Stunden alten Larve wieder. Hier kann es sich sowohl um Zerfallsprodukte der Nucleolen wie um sich neu bildende Nucleolen handeln.

Der Kern erfährt eine rasche Größenzunahme. Dabei erfolgt zugleich eine beträchtliche Vermehrung des Chromatins. Die Chromatinkörner ordnen sich jetzt auf zwei parallel laufenden Achromatinsträngen an. Unter einander sind sie paarweise durch Querstränge verbunden (Fig. 18). Immer deutlicher tritt eine achromatische Achse hervor, so daß mehr und mehr an Stelle der »Chromatindoppelkügelchen« und »Linindoppelfäden« (Haecker) kompaktere Fäden mit alternierenden Chromatin- und Achromatinelementen treten (Fig. 19—21). Jetzt zeigt der Faden einen runden Querschnitt (Fig. 20). Diese Bildung ist etwa nach drei Tagen abgeschlossen. Öfters findet man am ersten bis zweiten Tage spiralige Stadien (Fig. 22—25). Es handelt sich jedoch hier nur um kurze Fadenstücke, die spiralige Ausbildung zeigen, während die übrigen Scheibencharakter tragen. Auch später findet man hie und da noch Spiralenbilder (vgl. Fig. 26 vom vierten Tage), ohne daß diese jedoch so häufig wären wie am ersten bis zweiten Tage.

Nachdem die Fadenbildung im wesentlichen die gestreifte Form erreicht hat, schreitet die Fadenvermehrung fort, so daß ein dicht geknäulter Kernfaden das ganze Kernlumen erfüllt (Fig. 27). Später erfolgt eine Reduktion der Nucleolen bis auf zwei große Kernkörper. In welcher Beziehung die Nucleolen zu dem Kernfaden stehen, war schwer festzustellen. In späteren Entwicklungszuständen bemerkte man Fadenstücke im Anschluß an unregelmäßig konturierte, klumpige Körper (Fig. 28b), die sich neben regelmäßig gestalteten Kernkörpern fanden (Fig. 28a). Ob es sich hier um verquellende Nucleolen oder zerfallende Fadenstücke oder um Stoffausscheidung aus dem Faden handelt, ist schwer zu entscheiden. Für die zweite Ansicht würde das Vorhandensein von scheibenähnlicher Struktur in den Kernkörpern (Fig. 29) sprechen. (Vielleicht auch Fig. 5 von *Eristalinus*?) Später verfallen die Nucleolen vermutlich der Degeneration, wofür die Körnelung und ihre unscharfe Begrenzung nach außen spricht (Fig. 30). So findet man in den letzten Stadien (vor der Verpuppung) nicht selten diffus wolkige, kaum gefärbte Massen in der Kernhöhle. Wie bei *Eristalinus* ist auch hier ein Reticulum vorhanden, das als Kunstprodukt und zwar als gefällter Kernsaft anzusprechen ist.

Am 8.—10. Tage erfolgt dann bei guter Ernährung und hoher Temperatur die Verpuppung.

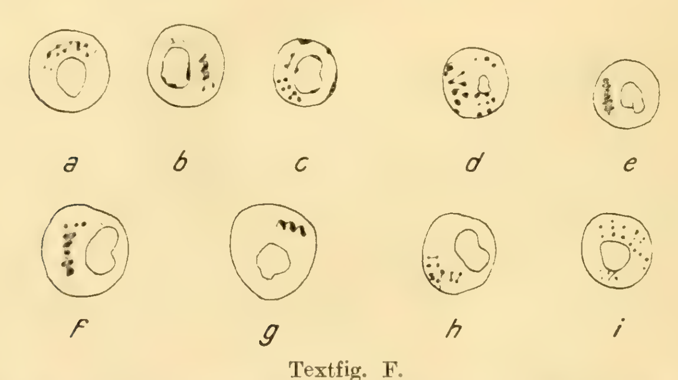
Die Entwicklung des Speicheldrüsenkernes bei *Calliphora* zeigt also ein wesentlich anderes Verhalten als bei *Chironomus* nach Alverdes: zunächst besteht bezüglich der Nucleolensubstanz eine große Differenz bei beiden Dipterenlarven; weiter erfolgt die Bildung des Fadens weit

früher als ALVERDES für *Chironomus* angibt; ein Kernnetz, welches nach dem genannten Autor bei der ausgeschlüpften Chironomuslarve im Speicheldrüsenkern existiert, ließ sich bei Calliphora auf gleicher Entwicklungsstufe nicht nachweisen. Doch ist die stärkere Entwicklung des Fadens und die reichlichere Durchsetzung des Kernes mit Nucleolen nicht gerade günstig zur Untersuchung.

Um nun zu noch bestimmteren Vorstellungen über die Entwicklung der Speicheldrüsenkerne zu gelangen, und besonders auch die Gegensätze zu ALVERDES aufzuklären, habe ich versucht, die Entwicklung des Kernes, die ALVERDES nur am konservierten Material untersucht hatte, bei seinem eigenen Objekt, bei *Chironomus* während der postembryonalen Metamorphose, auch in überlebendem Zustand zu untersuchen. Als Zweck wurde dabei verfolgt, die Kernstrukturen auf ihre wirkliche Existenz zu kontrollieren und Kunstprodukte infolge Reagentienwirkung auszuschalten. Da die Blutflüssigkeit der jungen Larven nicht ausreichte, wurde mit gutem Erfolge die RINGERsche Lösung benutzt. Das Lärvchen — über Beschaffung des zur Zucht nötigen Materials findet man bei ALVERDES genügend Angaben, die hier nicht wiederholt werden, weil unsere Untersuchungen keine Abweichungen ergaben — wurde mit einem Pinsel auf Fließpapier übertragen, dort vorsichtig von anhaftendem Wasser befreit und dann in RINGERsche Lösung befördert. Um Schädigungen der Larven zu vermeiden, ist Vorsicht und schnelle Handhabung nötig. Unter dem Mikroskop wurde dann die Larve mit einer feinen Präpariernadel entweder angestochen oder halbiert. Durch das aufgelegte Deckglas wurde die Speicheldrüse unter mikroskopischer Kontrolle aus dem Körper herausgedrückt und dann sofort untersucht (mit dem WINKELschen Apochromat 2 mm und dem Kompensationsokular 6). Da das Verquellen außerordentlich rasch vor sich geht, wurde im allgemeinen auf das sonst übliche Umranden des Deckgläschens mit Paraffin verzichtet, dafür aber auf möglichst rasche Präparation und Beobachtung Wert gelegt. Letztere ist lediglich Sache der Übung und Akkomodation. Um zu ganz sicheren Resultaten zu gelangen, wurde in einigen Fällen die Speicheldrüse im Blute älterer Larven untersucht. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen stimmten mit denen der in RINGERscher Lösung untersuchten Kerne überein. Die große Feinheit der Kernstrukturen erfordert ferner gute Beleuchtung.

Die untersuchten Chironomuslarven gehörten der plumosus-venustus Gruppe an, wie der größte Teil des ALVERDESschen Materials. Die Speicheldrüse bestand wie bei dem genannten Autor aus etwa 25 Zellen.

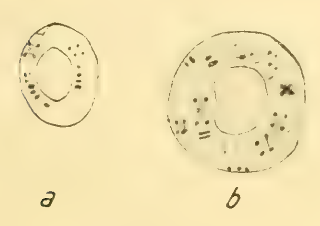
In den überlebenden Speicheldrüsenkernen der eben ausgeschlüpften Larve fanden sich bereits vereinzelte kurze Fadenstücke, die die Zusammensetzung aus alternierenden Chromatin- und Achromatinscheiben aufwiesen (Textfig. Fb), daneben in größerer Menge bandartig hintereinander geordnet Doppelkörner (Textfig. Fa, Fc, Fh). Nur vereinzelt konnte eine Verbindung zwischen den nebeneinander liegenden Chromatinbrocken durch ein zartes Querfädchen beobachtet werden (Textfig. Fh). Auch achromatische Längsstränge fehlen zumeist. Die Züge von »Chromatindoppelkügelchen« ließen sich immer nur ein Stück weit verfolgen. Auch eine kurze Spirale war in einem Falle festzustellen (Textfig. Fg). Am schwersten verständlich war der Kern auf Textfig. Fi. Möglicherweise handelt es sich um drei in einer Reihe



Textfig. F.
Speicheldrüsenkerne der Chironomus-Larve (soeben ausgeschlüpft); Kerne überlebend *a—c*, *h—i* in RINGERscher Lösung, *f—g* im Blute älterer Larven.

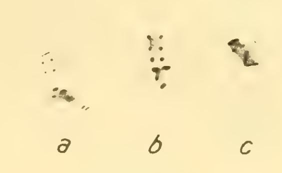
nebeneinander liegende Chromatinkörner statt der sonst nur paarweise hintereinader folgenden Chromatinkörner. Außer der chromatischen Substanz war im Kern noch ein Nucleolus vorhanden. Während erstere dunkel erschien, hatte letzterer ein glasartiges Aussehen. In den nun folgenden Stadien erhielt der Faden eine deutlichere Ausprägung. An die Stelle der Chromatindoppelkörnerreihen, die nun eine unregelmäßigere Anordnung zeigten insofern auch auf oder seitlich an dem Fadensystem oder der Achromatinachse Körner auftraten, trat ein deutlicher Faden mit Chromatin- und Achromatinscheiben (Textfig. G—K). Erstere erschienen bei genauer Prüfung zusammengesetzt aus einer Reihe von nebeneinander geordneten Körnchen. Zunächst handelte es sich nur um kurze »Faden«-Stückchen. Diese vereinigen sich aber allmählich zu einem einzigen, in sich zurücklaufenden Faden (7.—10. Tage). Der zunächst rundliche Nucleolus

zeigte bei der $3^1/_2$tägigen Larve eine deutliche Ausbuchtung, an der ein Fadenstück ansetzte (Textfig. La). Der gestreifte Kernfaden läuft nun nach seiner definitiven Ausbildung in sich zurück und setzt sich



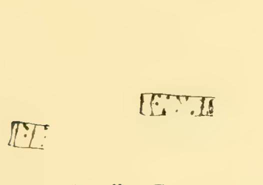
Textfig. G.

Chironomus-Larve: Speicheldrüsenkerne (überlebend in RINGERscher Lösung); a) $^1/_2$tägig, b) 2tägig.



Textfig. H.

Chironomus-Larve: Fadenstücke aus dem Speicheldrüsenkern (überlebend in RINGERscher Lösung) vom 4. Tage.



Textfig. I.

Chironomus-Larve: Fadenstücke aus dem Speicheldrüsenkern (überlebend in RINGERscher Lösung) vom $4^1/_2$. Tage.



Textfig. K.

Chironomus-Larve: Fadenstücke aus den Speicheldrüsenkernen vom 5. Tage, a) kleineres, b) größeres Tier, überlebend.



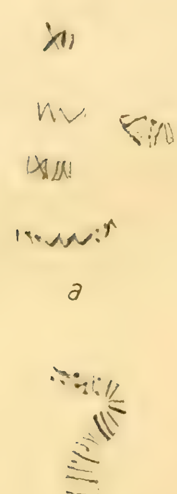
Textfig. L.

Chironomus-Larve, $3^1/_2$tägig. a) Nucleolus mit Fadenansatz; b) ein Fadenstück in RINGERscher Lösung.

mit gemeinsamem Endstück am Nucleolus (Textfig. N) an. Damit hat die Fadenbildung ihren vorläufigen Abschluß gefunden (Larve $3^1/_2$—4 mm).

Während der bis jetzt betrachteten Entwicklungsperiode des Kernes gelangten auch mehrfach Spiralenbilder zur Beobachtung

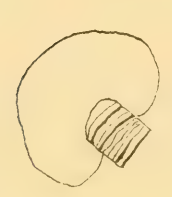
(Textfig. M), ohne daß diese jedoch die für die späteren Stadien von Alverdes und van Herwerden beschriebene Ausdehnung erlangten. Der Fadenquerschnitt erscheint jetzt rund (vgl. die Aufsichtsbilder der Textfig. O). Es liegt jetzt also ein Fadenzylinder vor, während die Chromatindoppelkornreihen eher für einen zweidimensionalen Bau, ein Fadenband, sprechen. Abweichend war der Fadenbau bei einer dreizehntägigen Chironomuslarve (Textfig. P): hier war das Chromatin netzartig aufgezweigt.



Textfig. M.
Fadenstücke aus den Speicheldrüsenkernen der Chironomus-Larve. a) 7 tägig, b) 9 tägig.

Vom zweiten Tage ab zeigte sich eine feine Granulierung im Kernlumen, die auf unserer Textfig. Gb als eine einfache matte Tönung wiedergegeben wurde. Es muß sich wohl hier um physiologisch-chemische Umsetzungen im Kernsaft handeln.

Die Kernentwicklung wurde nicht weiter verfolgt als bis zur Fertigstellung des Fadens. Wie bei allen kernentwicklungsgeschichtlichen Arbeiten ist man angewiesen auf die Untersuchung der Kerne verschiedener Tiere, da es unmöglich ist, denselben Kern dauernd zu verfolgen. Man ist also gezwungen, zu kombinieren. Die Entwicklung



Textfig. N.
Chironomus-Larve 13 Tage alt: Endstück des Kernfaden am Nucleolus (überlebend).



Textfig. O.
Chironomus-Larve 10 tägig: Endstück des Kernfadens am Nucleolus.



Textfig. P.
Chironomus-Larve 13 tägig: Fadenstück aus dem Speicheldrüsenkern (überlebend in Ringerscher Lösung).

der Larven einer Zucht vollzieht sich natürlich, wie immer, sehr ungleichmäßig. Schon zwischen dem Ausschlüpfen der ersten und der letzten Larve liegt eine etwa eintägige Frist. Die gemachten Altersangaben beziehen sich stets auf die Zeit der zuerst ausgeschlüpften Larven als einem Punctum fixum. Eine gewisse Handhabe für die Beurteilung

des Kernalters hat man in der Kerngröße; diese geht ziemlich parallel der Entwicklung der Kernstruktur: so findet man noch bei einigen im Wachstum zurückgebliebenen achttägigen Larven in kleinen Kernen Chromatindoppelkörnerreihen.

Die Lebenduntersuchung der Speicheldrüsenkerne der Chironomuslarve ergab, wie wir sahen, einen wesentlich anderen Bildungsmodus des Fadens, als wie ihn Alverdes beschrieben hatte. So erschien es zweckmäßig, die Untersuchung am konservierten Material zu wiederholen und zwar wurde dieselbe auch auf die Embryonalentwicklung, während deren letzten Stadien die Bildung der Speicheldrüse erfolgt, ausgedehnt.

Zur Konservierung der jungen, halbierten Larven und der Speicheldrüsen älterer Larven wurde wie von Alverdes Flemmingsche Lösung und zur Schnittfärbung Safranin benutzt. Die embryonale Entwicklung konnte in der Hauptsache nur an Totalpräparaten untersucht werden, da die sonst üblichen Konservierungsmittel wohl wegen des zu langsamen Eindringens versagten. Auch bei der postembryonalen Entwicklung wurde auf Totalpräparate Wert gelegt: die in Ringerscher Lösung unter dem Mikroskop herausgepreßten Kerne wurden durch sofort durchgesaugte $^1/_2$ Sublimat + 2 Eisessiglösung fixiert und weiter unter dem Deckglas behandelt. Um dem Einwurf zu begegnen, als handele es sich hier um Artefacte, wurden auch hie und da in toto fixierten Larven die Speicheldrüsen entfernt. Die Resultate waren überall die gleichen. Bei den älteren Stadien, deren Speicheldrüsen in toto präpariert werden konnten, störte das dichte Zellplasma. Hier ergab eine kurze Behandlung der vorgefärbten Drüsen mit konzentrierter Salzsäure und nachfolgender kurzer Nachfärbung sehr gute Bilder. Allerdings waren danach die Nucleolen verschwunden (zu ähnlichen Resultaten gelangte Erhard durch langes Differenzieren mit salzsaurem Alkohol). Die Schnittdicke betrug in der Regel 3 μ.

Die Bildung der Speicheldrüsen erfolgt, wie schon oben erwähnt, in den letzten Stadien der Embryonalentwicklung. Später erfolgt nur eine fortgesetzte Vergrößerung der Zellen, deren Zahl (beim untersuchten Tier etwa 25), wie bekannt, während des Larvenlebens artlich konstant bleibt. Sofort an die letzte Mitose der Speicheldrüsenmutterkerne (Fig. 31) schließt sich das Kernwachstum und damit im Zusammenhang die Entwicklung des Kernes. In dessen Bildungsstadien (Fig. 32—35) konnte nie ein Nucleolus beobachtet werden. Das Chromatin zeigte nicht selten, ähnlich den Diakinesefiguren, eine randständige Lage (Fig. 33). Außer einigen dicht der Peripherie angeschmiegten

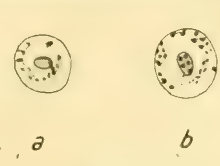
Chromatinbrocken konnte man paarweise nebeneinander liegende Chromatinkörner, zu Reihen hinter einander geordnet, feststellen (biseriale Anordnung der Chromogranula) welche durch feine, achromatische Längsfäden verbunden sein können (Fig. 32, 58, 59). In den anschließenden Stadien (Fig. 34) ist der Kern dichter mit diesen Körnerreihen erfüllt; deren Länge und demgemäß auch die Zahl der Chromogranula hat zugenommen. Etwas später bemerkt man schon zwischen denselben eine achromatische Achse (Fig. 36a, 37b und c). Jetzt ist das Chromatin bei weitem nicht mehr so regelmäßig angeordnet wie früher: die Körner erscheinen unscharf abgegrenzt, wie man das auch schon überlebend beobachten konnte (Textfig. Ga, 33a, 37b), oder zwischen ihnen beobachtet man feinste Körnchen (Fig. 37c). Daneben liegen größere Körner auf oder an den Fäden (Fig. 39). Kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve erscheint der Nucleolus (Fig. 36), der zum Teil auch eine randständige Lage hat. Auf diesem Stadium zeigen dann nicht selten die kurzen »Schleifen«-Stücke bereits eine große Ähnlichkeit mit dem Faden der erwachsenen Larve: auch hier wechseln schon regelmäßig Chromatin- und Achromatinscheiben (Fig. 38). Daneben findet man auch noch die »Chromatindoppelkügelchen«, unter einander verbunden durch »Linindoppelfäden«. Stellenweise ist auch der Faden ganz chromatisch (Fig. 40b).

Ein zusammenhängender Faden, wie bei der erwachsenen Larve liegt jedoch nicht vor. Die Zahl der Schleifenstücke und deren Größe schwankt (vgl. die Totalpräparate der Fig. 39). Auf dieser Entwicklungsphase schlüpft die Larve aus. In dem Speicheldrüsenlumen findet man bei den ältesten Embryonen schon Sekret. Die Drüse wird also sofort aktionsbereit sein. Der Kern wächst nun rasch und parallel damit geht die weitere Ausbildung seines Inhaltes (Fig. 42—51). Vom dritten Tage an tritt der Nucleolus immer deutlicher in Beziehung zu dem Faden: der Nucleolus zeigt gegenüber dem nächstgelegenen Fadenstück eine Einbuchtung, was allerdings auch ein Kunstprodukt sein kann (Fig. 48, 46?) und später endigt der zu einem einheitlichen Knäuel verschmolzene Faden (Fig. 51, Nucleolen infolge Behandlung mit HCl conc. gelöst!), in sich zurücklaufend, im Kernkörper (Fig. 52 am 10. Tage). Ob in dem Kern unserer Fig. 32a auf die Bildung des Nucleolus und die Beziehung zum Faden schon auf so frühem Stadium geschlossen werden kann, ist nicht zu entscheiden. Im Laufe der geschilderten Entwicklung wurde die biseriale Chromatinanordnung verdrängt oder ersetzt durch die definitive alternierende Anordnung von Chromatin- und Achromatinscheiben (Fig. 46—51).

Nachdem wir den morphologischen Befund des sich entwickelnden Speicheldrüsenkerns bei *Musca* und *Chironomus* geschildert haben, können wir uns der Frage zuwenden:

Wie bildet sich nun der Faden?

Die Chromatindoppelkörnerreihen hat man als die Vorstufe der Fadenbildung zu betrachten, da sie letzterer zeitlich voraufgehen. Ihre randständige Lage (Fig. 12 und 33) deutet vermutlich auf Stoffaufnahme aus der Zelle hin. Die Fadenelemente vermehren sich weiter fortgesetzt. Da bestehen zwei Möglichkeiten: 1. Die Doppelreihen vermehren sich durch Wachstum der bereits vorhandenen Fadenelemente (Apposition); 2. die neu erscheinenden Stücke entstehen für sich isoliert. Gegen die erste Möglichkeit spricht die allmählich sich vergrößernde, aber variable Zahl der Fadenstückchen, welche ja bei Apposition neuer Elemente konstant bleiben müßte. Die zweite Möglichkeit gestattet ihrerseits wieder zwei Annahmen: es könnte sich um Neubildung noch nicht vorhandener Teile handeln oder aber um Sichtbarwerden von irgendwie präexistierenden Elementen. Um diese Frage zu entscheiden, wurden einige Speicheldrüsenkerne von ältesten Embryonen und eben geschlüpften Larven in anderen Medien als Kanadabalsam untersucht und zwar in Rizinusöl und Glycerin (Textfig. Q). Dabei zeigte sich, daß ein fast einheitlicher Faden vorlag. Man beobachtet dann im Kernlumen Chromatinkörner, die auf einem Achromatinbande angeordnet sind (Textfig. Qa) oder schon bei dem älteren Stadium (Textfig. Qb) Doppelkornreihen, die sich eng aneinander schließen und so das Vorhandensein eines einheitlichen Spirems wahrscheinlich machen. Die Frage nach der Bildung des Kernfadens wäre also in dem Sinne eines Sichtbarwerdens präformierter Elemente zu beantworten. Worauf dieses beruht, läßt sich nicht sagen. Die allmählich immer deutlicher werdenden Achromatindoppelfäden und Achromatinachsen mitsamt den Chromatinkörnern oder -scheiben wären danach als die sich heraus differenzierenden, zunächst unsichtbaren Stücke eines einheitlichen Fadens aufzufassen. Bei den nach der gewöhnlichen Methode in Kanadabalsam eingeschlossenen Präparaten ist ein einheitlicher Faden nicht zu erkennen: die konkave Krümmung der Kernwandung und die dadurch ungünstigen Lichtbrechungsverhältnisse

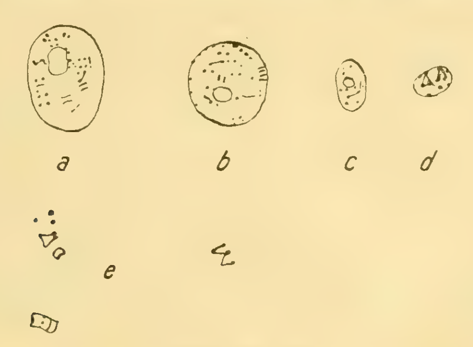


Textfig. Q.
Speicheldrüsenkerne von Chironomus: a) ältester Embryokern in Glyzerin. b) soeben ausgeschlüpfte Larve, Kern in Rizinusöl; konserv. mit 1/2 Sublimat + 2 Eiessig, gefärbt mit Hämatoxylin nach DELAFIELD.

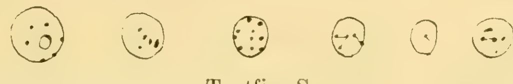
erschweren die Untersuchung bei der geringen Größe der Objekte. Es ist aber der Schluß erlaubt, die Resultate der Glycerin- und Rizinusöleinbettung auf die der in Kanadabalsam eingebetteten Präparate zu übertragen. Nach dieser Auffassung würden auch die scheinbar isoliert an der Kernmembran liegenden Chromatinbrocken (Textfig. Fc, 32, 33) dem Fadensystem angehören. Im Sinne eines präexistierenden Fadens könnten auch die Bilder gedeutet werden, bei denen einzelne deutlich ausgebildete Fadenstücke durch einen oder zwei zarte Achromatinstränge verbunden sind (Fig. 35, 42, 45), oder solche Bilder, bei welchen sich an ein Fadenstück Elemente anschließen, die, fast kaum sichtbar, die Struktur des Fadens wiederholen (Textfig. Fb). Diese Bildung findet dann ihren Abschluß mit der Fertigstellung eines auch bei gewöhnlichen Einbettungsmedien sichtbaren, in sich zurücklaufenden Fadens (Fig. 47—51), der mit gemeinsamem Endstück im Nucleolus mündet (Fig. 52) (nach 8—10 Tagen).

Als nächste Frage hätte uns die Ausgestaltung unseres Fadens zu beschäftigen. Am Beginn seiner Entwicklung finden sich nur zu Reihen hinter einander gelagerte Chromatinkörnerpaare (Fig. 12, 32—34). Diese werden später, wenn auch zunächst nur streckenweise durch achromatische Längsstränge (strickleiterartig) verbunden (Fig. 34, 13). Auf dem Schnittbilde findet man während dieses Stadiums hie und da einfache Reihen von Chromatinkörnern, die durch einen Achromatinstrang verbunden sind (Fig. 57, 41). Es könnte hier an die Möglichkeit gedacht werden, daß der Faden mitsamt seiner typischen Anordnung von Chromatin- und Achromatinscheiben durch Aufquellung des chromatischen und achromatischen Anteils einer einfachen Körnerreihe entsteht, wie das in ähnlicher Weise Strasburger für *Fritillaria* annimmt. Gegen eine solche Deutung in unserem Falle spricht aber das völlige Fehlen solcher Bilder am frischen Objekt und am Totalpräparat und die relative Häufigkeit bei Schnittbildern. Es erscheint daher die Annahme berechtigt, daß es sich hier entweder um Anschnitte des Fadens, bzw. seiner Vorstadien, der Körnerreihen, in der Längsrichtung oder um von der Kante gesehene Fadenstücke handelt. Diese Bilder würden dann für die »zweidimensionale« Ausbildung des Fadens sprechen Wir hätten also in den ersten Stadien der Fadenbildung ein »Fadenband« vor uns und zwar ein achromatisches Band mit am Rande verteilten Chromogranula. Ferner sind dann wohl die hie und da auf Schnitten zur Beobachtung gelangenden paarweise beieinander liegenden Chromatinkörner (Fig. 56) zu deuten als Fadenquerschnitte. Der Fadenquerschnitt bei älteren Larven ergibt nun aber einen Kreis, wir

haben es hier also mit einem Zylinder zu tun (Fig. 20, 30, O). Nun findet man, wie schon erwähnt, bei genauer Untersuchung, namentlich der Kerne der eben geschlüpften Larven Chromatinbrocken, die deutlich dem Fadenband anliegen. Will man diese genau beobachten, so muß man den Tubus des Mikroskops etwas heben oder senken. Während dieser Stadien sieht man auch die einander benachbarten Chromatinkörner untereinander durch Achromatinquerfädchen verbunden, bzw. sind diese sehr genähert oder ganz aneinander gerückt (Fig. 46, 53, 59).



Textfig. R.
Kerne und Fadenstücke aus der quergestreiften Muskulatur der Sayomyia-Larve (im Blut).



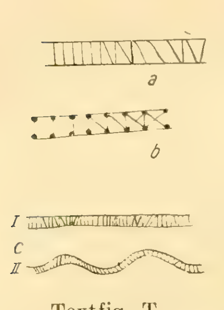
Textfig. S.
Embryonalkerne von Chironomus (in RINGERscher Lösung).

Bei der Kleinheit der Objekte ist man natürlich vor Täuschungen nie ganz sicher, was auch andere Autoren bei anderen Objekten zugestehen mußten. So können kleine Schattenwirkungen Fäden vortäuschen; um diese Möglichkeit wenigstens soweit als angängig auszuscheiden, wurde Wert darauf gelegt, dieselben Objekte in verschiedener Lage des Objektträgers zu der Lichtquelle zu untersuchen.

Allmählich wird die strickleiterähnliche Anordnung abgelöst durch aufeinander folgende, durch achromatische Substanz getrennte Chromatinbalken. Hier stehen wir vor der Frage: leiten sich letztere ab von den paarweisen Chromatinkörnern, die sich zu einem Balken ausfüllen, oder sind es überhaupt Neubildungen? Bei einigen Kernen, bei denen Chromatinbalken erstmalig auftreten, beobachtet man etwas undeutlichere Chromogranula und in deren Umkreis diffuse, granulierte Färbung der Zwischensubstanz (Textfig. Hb, 53). Es sieht aus, als ob das Chromatin

diffundiere. Jedenfalls sind die Strukturen verhältnismäßig labil und es scheint, daß sich das Chromatin bald auflösen, bald sich neubilden kann. Für solche Umwandlungsprozesse würden auch die Fälle sprechen, bei denen gleichmäßig chromatische Fadenstücke zur Beobachtung kamen (Fig. 40b). Als das Resultat solcher Prozesse könnte dann vielleicht auch gleichzeitig die Bildung eines Fadenzylinders an Stelle eines Fadenbandes aufgefaßt werden.

Unsere Überlebenduntersuchung konnte mehrmals spiralähnliche Chromatinanordnung nachweisen (Textfig. Fg, Ma). Diese wurde bestätigt durch die gleiche Feststellung am konservierten Material. Man beobachtet da unter anderem, daß neben queren Balken auch einige schräg verlaufen, so daß der Anschein einer Spirale bestehen könnte (Textfig. Fb, 51, 62), oder aber die einzelnen Chromatinkörner sind nicht nur in querer (transversaler) Richtung zum Faden untereinander verbunden, sondern auch die Körner der benachbarten Paare (Fig. 39). Wenn das regelmäßig geschieht, kann gleichfalls eine Spirale vorgetäuscht werden. Als Beispiel einer Chromatinumordnung mit spiraligem Habitus ist vielleicht auch der Kern Fig. 36b zu betrachten. Weiter wäre es möglich, daß durch kleine Faltungen des Fadens eine perspektivische Verschiebung der Scheiben zustande käme, die sich bei Aufsicht als Spirale deuten ließe (Textfig. T). Neben solchen zweifelhaften Fällen findet man jedoch auch sicher echte Spiralen. Möglicherweise handelt es sich hier um Unregelmäßigkeiten der chromatischen Substanz als Ausdruck einer Substanzumordnung und physiologischen Neuordnung des Chromatins.



Textfig. T.

Theoretische Möglichkeiten zur Deutung von zweifelhaften »Spiralen«: a) die sonst transversalen Balken liegen (rechts) schräg. b) Außer transversaler Verbindung der gegenüber liegenden Chromatinkörner schräge Verbindung von benachbarten Paaren (rechts). c) Fadenfaltung: I bei Aufsicht, II von der Seite.

Ein Kerngerüst, wie es Alverdes für die ersten postembryonalen Stadien beschreibt, konnte bei unseren Untersuchungen niemals gefunden werden. Der Faden gelangte außerdem viel früher zur völligen Ausbildung. Um Artunterschiede kann es sich kaum handeln, denn bei beiden Untersuchungen lag die Gruppe *Chironomus plumosus-venustus* als Material zugrunde. Außerdem zeigte auch *Calliphora* eine nicht wesentlich von der bei *Chironomus* verschiedene Entwicklung des Speicheldrüsenkerns. Wenn also Alverdes im Anschluß an seine Untersuchungen die Annahme machte, wonach das Vorhandensein eines Kernfadens nicht durch die spezifische Funktion der Drüse

bedingt sei, weil dieser ja erst allmählich sich während des Larvenlebens entwickelt, während welcher Zeit die Drüse schon längst in Funktion war, so erscheint diese durch unsere, ALVERDES entgegengesetzten Resultate gegenstandslos; denn wir sahen, daß ein Faden bereits in den ersten postembryonalen Stadien anzunehmen ist.

Kerne aus verschiedenen Geweben.

Um auch über die Beziehung der Kerne zur Funktion zu gewissen Vorstellungen zu gelangen, wurden die Untersuchungen auch auf andre Gewebe der Dipterenlarven ausgedehnt. Vor allem wurden hierzu die Gewebe von *Eristalinus*, *Musca* und *Sayomyia* geprüft.

An den Schlundkopf der Eristalinuslarve (*schl*, Textfig. A) schließt sich der aus Oesophagus (*oe*), Proventriculus (*pr*), Chylusdarm (*ch*) und Enddarm bestehende Darmtractus. Zwischen Chylusdarm und Proventriculus münden die vier Magenblindschläuche (*ma*), zwischen Chylus- und Enddarm münden die zwei MALPIGHIschen Schläuche, die mit den Gefäßen gleichen Namens der übrigen Insekten übereinstimmen, ferner die zwei auch bei der Liriopelarve vorhandenen (glandes annexes blanches et volumineuses nach VAN GEHUCHTEN) sogenannten »oberen MALPIGHIschen Gefäße« (BATELLI). Letztere folgen nach BATELLI (bei der Eristalislarve) zunächst dem Darm. Dann biegen sie ein in einen großen Sack, den schon LYONNET und DUTROCHET beschrieben haben (zitiert nach VANEY). Der Inhalt des Sackes (»sacche malpighiane« nach BATELLI) ist granuliert und weißlich (bei Einwirkung von Salpetersäure verschwindend; vergleiche VANEY und BATELLI). *Eristalinus* zeigt im wesentlichen gleiche Verhältnisse.

In den Darmzellkernen der Eristalinuslarve war der Chromatinfaden in wechselnder Ausbildung vorhanden. Damit wurden die von CARNOY gemachten Angaben, demzufolge in den Epithelzellkernen des Intestinums der Eristalislarve ein Kernfaden mit wenig zahlreichen Windungen vorhanden sein soll, bei der verwandten Eristalinuslarve im wesentlichen bestätigt. Die Epithelkerne des *Oesophagus* zeigen eine ähnliche Struktur wie die Fäden aus den frühlarvalen Speicheldrüsen von *Chironomus*: meist Chromatinkörner auf einer achromatischen Achse (Fig. 64). Die Kerne der zurückgebogenen Schicht des in den Proventriculus vorgestülpten Oesophagus (Parete ripiegata [BATELLI]), deren Zellen außerordentlich weit und inhaltsarm sind, enthalten gleichfalls den gestreiften Faden (Fig. 65d). Auch hier ist der Faden teilweise gebildet aus einzelnen auf einer Achromatinachse angeordneten Chromogranula. Im übrigen ist der Fadentyp ziemlich

regelmäßig (alternierende Chromatin- und Achromatinscheiben). Eine große Regelmäßigkeit zeigt der quergestreifte Faden der äußeren Proventriculuswand (Fig. 65a). Gleichfalls sehr regelmäßig quergestreift sind die Fäden der großen Kerne der Absorptionszellen des Mitteldarms (Fig. 66). Einen, man möchte sagen, etwas embryonalen Charakter zeigt der Faden der Sekretionszellen des Mitteldarms (in dessen vorderem Abschnitt (Fig. 67, 68): hier beobachtet man wieder deutlich Chromogranula auf den Fäden. Die Kerne der Magenanhangsdrüsen und der MALPIGHIschen Gefäße enthalten gleichfalls einen gestreiften Kernfaden (in beiden nur wenige Nucleolen 1—2). Im Gegensatz zu diesen in Funktion befindlichen Zellkernen sind die Kerne der imaginalen Zellen klein und chromatinarm. Von Fadenstruktur ist nichts zu erkennen. Außer einem Nucleolus finden wir nur ein Paar Chromatinkörner. Diesen Kerntyp finden wir in den Imaginalzellen des Mitteldarms (Fig. 68 oben links) und der Imaginalzone des Proventriculus (Fig. 65b), an der Stelle, wo die äußere Wand desselben umbiegt in den eingestülpten Teil des Oesophagus.

Einen besonders deutlich ausgeprägten, aus Chromatin- und Achromatinscheiben zusammengesetzten Kernfaden finden wir in den Fettzellkernen, wo derselbe neben einer Reihe von Nucleolen den Kern in dichten Windungen erfüllt (Fig. 69).

Auch in den Ganglienzellkernen konnte ein quergestreifter Faden festgestellt werden (Fig. 70).

Die Hautzellkerne von *Eristalinus* enthalten in Reihe stehende Chromatinkörner. Man hat hier den Eindruck, als läge hier ein Faden vor, der zur Anastomosierung neigt (Fig. 71). Die Hautzellkerne von *Calliphora* dagegen zeigen einen deutlich quergestreiften Faden (Fig. 72a).

Die Tracheen zeigten sich bei Konservierung und Schneiden als sehr ungünstiges Untersuchungsobjekt. Doch konnte auch hier ein Faden nachgewiesen werden (Fig. 72b aus dem Tracheenkern von *Calliphora*).

In dem Muskelgewebe von *Eristalinus* und *Calliphora* konnte ein typisch quergestreifter Kernfaden nachgewiesen werden (Fig. 73). Die Lebenduntersuchung des quergestreiften Muskelgewebes der Sayomyialarve, die sich zu diesem Zweck am besten eignete, ergab folgendes: neben großen Kernen, in denen neben dem einen Nucleolus Fadenstücke, bzw. die im Anfang der Fadenbildung vorhandenen Reihen von paarweise nebeneinander liegenden Chromatinkörnern beobachtet wurden (Textfig. Ra), fanden sich kleine Kerne, die dieser Struktur entbehrten und außer dem Nucleolus nur einige Chromatinkörner in sich schlossen; letztere zeigten nur hie und da seriale Anordnung (Textfig. Rc, d).

Hier handelt es sich nach WEISMANN um die Imaginalzellen des Muskelgewebes des geschlechtsreifen Tieres.

Die älteren Angaben bezüglich der Verbreitung des Fadentyps erfahren also im wesentlichen eine Bestätigung. Es zeigt sich, daß der Faden in verschiedenem Grade der Ausbildung, wohl auch in gewissem Zusammenhang mit der Kerngröße in den funktionierenden Geweben der Larve vorhanden ist. Nun fragt es sich, ob dieser Fadentyp ein rein larvaler sei. Wir konstatierten ja mehrmals das Fehlen des quergestreiften Kernfadens in den Zellen der Imaginalzonen. Zur Lösung der gestellten Frage wurden die Speicheldrüsen der Schmeißfliege einerseits und einige Embryonalkerne von *Chironomus* anderseits untersucht.

Die Kerne der Speicheldrüse der *Calliphora-Imago* sind ziemlich klein und chromatinarm (Fig. 74). Ein Nucleolus fehlt oder ist sehr klein. Das Chromatin ist in Form von Körnern verteilt, die bisweilen in Reihen stehen. Vereinzelt läßt sich eine gewisse Fadenstruktur erkennen. Daneben beobachtet man am Totalpräparat feine Achromatinfädchen zwischen den Chromatinkörnern. Vielleicht liegt hier ein Kernnetz vor. Jedenfalls fehlt ein zusammenhängender Faden. Die Kerne zeigen im wesentlichen denselben Typus wie die Kerne der Imaginalzonen der larvalen Speicheldrüsen, aus denen sie ja auch hervorgingen.

Die Embryonalkerne von *Chironomus* sind sehr klein (Fig. 75,S). Sie enthalten nur selten einen kleinen Nucleolus. Sonst findet man im Kern verteilt — überlebend — nur eine Reihe von Chromatinkörnern. In einigen wenigen Kernen waren diese zu Reihen geordnet; in einigen Fällen wurden auch Chromatindoppelkornreihen festgestellt (Fig. 75). Bei Untersuchung der Polzellkerne konnten neben chromatinarmen (Fig. 76) auch Kerne gefunden werden, die paarweise in Reihen geordnete, durch Achromatinstränge verbundene Chromatinkörner enthielten und damit große Ähnlichkeit mit dem sog. »Zygotaenbouquet« (Bolles-Lee 1911) zeigen (Fig. 77). Der Kern, in Glycerin eingebettet, zeigt eine feine, fast homogen erscheinende Granulierung. Man könnte also sagen, daß der Kernfaden im wesentlichen eine larvale Bildung der Dipteren ist, da er sich weder bei den imaginalen, noch bei den praeembryonalen Kernen in seiner typischen Ausbildung findet.

Allgemeines.

BONNEVIE hat den Satz aufgestellt, daß ». . . die Verhältnisse der Kernfäden in den Speicheldrüsen der Chironomuslarve wohl an sich interessant sind, daß sie mir (BONNEVIE D. V.) aber zu eigenartig

erscheinen, um als geeignete Grundlage genereller Schlüsse dienen zu können«.

Um uns selbst ein Urteil zu bilden, ist es zunächst nötig, sich über die Beziehungen zu ähnlichen Bildern bei anderen Kernen klar zu werden. Balbiani hatte ja, wie schon erwähnt, die gestreiften Kernfäden dem Kerngerüst homolog gesetzt. Er selbst fand bei Loxophyllum, einem ciliaten Protozoon, gestreifte Kernfäden, deren außerordentliche Ähnlichkeit mit denen aus dem Speicheldrüsenkern der Chironomuslarve er betont. Carnoy fand »le boyau ou filament nucléinien« bei einer großen Zahl von Tieren und Pflanzen als das charakteristische Element, wenn auch der Faden nach Länge, Umfang, Rollungsart und Nucleingehalt von Tier zu Tier, ja von Zelle zu Zelle variiert. (Dabei scheint Carnoy jedoch nicht scharf zwischen ruhenden Kernen und solchen, die während der kurzen Interphase bei sich rasch folgenden Teilungen auf Teilungsstruktur verharren, zu scheiden). Gestreifte Kernfäden sind nach dem genannten Autor nur Spezialfälle des Fadens, bei dem er eine Wandung aus Plastin und den aus Nuclein bestehenden Inhalt unterscheidet: durch Anhäufung des Nucleins an bestimmten Stellen erscheint der Faden quergestreift. Auch spiralige Nucleinanordnungen sind von ihm beschrieben. Korschelt, welcher bei seinen Untersuchungen der Speicheldrüse von *Chironomus* pseudopodienartige Fortsätze des Kerns beobachtete, vermutete wohl eine direkte funktionelle Bedeutung des Kerns. Er untersuchte daher die quergestreiften Bänder bei ausgehungerten Tieren, ohne allerdings zu besonderem Resultat zu gelangen (nur traten die Fäden hier rascher hervor als bei normalen Tieren). Er meint daher, daß das Tier wohl eher zugrunde geht, als der tatsächlichen Nahrungsreserve einzelner Gewebe entspräche. Alverdes hatte betont, daß der Kernfaden nichts Außergewöhnliches wäre, »vielmehr läßt er sich wohl unter die uns aus anderen Kernen bekannten Bildungen einordnen; zu vergleichen ist er mit den Spiremfäden sich zur Teilung anschickender Kerne, und in diesem Sinne hat ihn schon Wilson als »permanent spirem« bezeichnet.« In diesem Zusammenhange betont Alverdes die Ähnlichkeit der Chironomusfäden mit den Fäden in den sich zur Teilung anschickenden Zellkernen von *Tradescantia* (Baranetzky, Strasburger). Während Baranetzky die regelmäßige Querstreifung der Knäuelfäden in den Pollenmutterzellen von *Tradescantia* auf eine dichtgedrängte Spiralfaser zurückführt, bestreitet Strasburger das. Die Scheiben entstehen nach ihm durch Verschmelzung der Mikrosomen und »die dicken Fäden bestehen aus (soweit unterscheidbar) homogenen Scheiben von abwechseln-

dem Nucleohyaloplasma und Nucleomikrosomensubstanz«. Strasburger faßt als eigentlichen Lebensträger die farblose Grundsubstanz auf. Nemec bestätigte bei *Allium* die Zusammensetzung der Chromosomen aus Chromatinscheiben und achromatischer Verbindungssubstanz, während nach Merriman die Chromosomen der Wurzelspitze von *Allium cepa* durch Verschmelzung einer Reihe von Ringen entstanden sein sollen (die Chromosomen sind nach ihm röhrenförmig). Alles in allem handelt es sich also um eine große Übereinstimmung mit der für *Chironomus* und anderen Dipterenlarven beschriebenen Kernstruktur.

Auch die Spiralstadien der Kernentwicklung bei *Chironomus* fanden bei Chromosomen während der Prophase und Telophase bei *Allium*, *Salamandra*, *Amphiuma*, *Ascaris*, *Radiolarien* und anderen Objekten (Bonnevie, von Schustow, Lundegardh, K. C. Schneider, Haecker u. a.) ihre Parallele. Bonnevie nimmt, ausgehend von den spiraligen Stadien der Ascarischromosomen eine »Tendenz der Chromosomen zu spiraliger Drehung« an. Bei der Genese der Ascarischromosomen konstatierte Bonnevie Spiralfäden während der Pro- und Telophase (»Chromonema« Vejdovskys), während sie an den Chromosomen der Metaphase eine einheitliche chromatische Oberflächenschicht findet, welche die zentrale achromatische Substanz der Chromosomen umschließt. »Bonnevie«, so sagt K. C. Schneider, »hat entdeckt, daß an den in Auflösung begriffenen Chromosomen der Tochterkerne, wenn sich die neuen Kerne entwickeln, Spiralen entstehen, die durch die ganze Aktivitätsperiode der Kerne persistieren und sich in der folgenden Prophase in die neuen Chromosomen umwandeln«. Die Individualitätshypothese besteht also nach Bonnevie zu recht. Zu demselben Resultat gelangte K. C. Schneider, welcher auch an Chromatinbrocken der ruhenden Kerne spiralige Bildungen ähnlich denjenigen der Telophasen (Doppelmiten) sah. Bonnevie betrachtet die Spiralfäden als »temporäre Bildung«, die während der Telophase als Einleitung einer Verjüngung der Chromosomen zum Vorschein kommen. In letzterer Erklärung finden wir vielleicht die Parallele zu unseren Resultaten: auch bei den Dipteren ist vielleicht die Spirale nur der Ausdruck einer Umgestaltung des Fadens bzw. einer Umordnung seiner Komponenten, des Chromatins und des Achromatins. Nun fand Bonnevie auch bei *Ascaris* neben Spiralfäden Chromatinfädchen, welche aus zwei chromatischen Strängen bestehen, die durch eine flächenhaft ausgebreitete, achromatische Substanz verbunden sind, so daß eine Art Band entsteht. Die Verfasserin hält freilich diese Bilder, die mit unseren Fadenbildungsstadien überraschende Ähnlichkeit haben, für durch die Fixation hervorgebrachte

Kontraktionszustände. Die wirkliche Existenz dieser Bilder vorausgesetzt, würden auch bei *Ascaris* »Scheibenstadien« mit »Spiralstadien« (ALVERDES) wechseln, wie das ALVERDES auch für *Tradescantia* angesichts der erwähnten Kontroverse BARANETZKY-STRASBURGER vermutet.

Auch die Verbindung des Fadens mit dem Kernkörper hat bei sich zur Teilung anschickenden Kernen ihre Analoga. So bemerkt HAECKER, daß die Doppelfäden (Eibildung von *Cyclops* und *Canthocamptus*) im allgemeinen die Richtung nach dem Kernkörper innehalten, daß einzelne Züge des Doppelfadens nach dem Sattel des Kernkörpers gerichtet sind. Noch größere Übereinstimmung bekunden die Angaben des genannten Autors, denen zufolge im Stadium des Doppelfadenspirems der Prophase (*Cyclops signatus*) fast mit Regelmäßigkeit ein blindes Fadenende den kleinen bläschenförmigen Nucleolus mit dem exzentrischen, im Kernraum gelagerten Fadenknäuel verbindet. »Auf diese Weise ist im Kernraum um den im ersten Wachstum begriffenen Kernkörper herum ein zusammenhängendes System von chromatischen Doppelpünktchen und von Linindoppelfäden ausgespannt« (HAECKER 1892). Die Anordnung bleibt während der ganzen Wachstumsperiode des Cyclopseies bestehen.

Nun werden die in der Literatur öfters beschriebenen Doppelfäden der Interkinese angesehen als der Ausdruck der heterotypischen Teilung, vergleiche beispielsweise das »System basichromatischer Doppelkügelchen und von Linindoppelfäden«, welches die Reduktion von Canthocamptus einleitet. Diese heterotypische Teilung soll ja zu einer Chromosomenreduktion führen. Man stellte sich nun vor, daß diese auf dem Wege der endweisen Konjugation (Metasyndese) oder der Parallellagerung (Parasyndese oder Parallelkonjugation) erreicht wird. Die parasyndetisch konjugierten Chromosomen bilden dann einen Doppelfaden. In diesem Sinne faßt man auch die »Strepsinemfädchen« der Radiolarien (HAECKER) oder beispielsweise die Chromosomendoppelspiralen des Plectanemstadiums von *Helix pomatia* (BOLLES-LEE 1911) als Homologa der Tetraden auf. Nun konnten eine Reihe von Forschern telophasische Längsspaltung auch in somatischen Zellen nachweisen. Nach LUNDEGARDH (1913) handelt es sich bei der Spaltung der Tochterchromosomen »um eine allgemeine Erscheinung, die in der Zelle begründet ist«. Er behauptet »eine Kontinuität der dualistischen Materialverteilung« in der Interphase. »Es macht den Eindruck, als ob die Längsspaltung der Chromosomen, die man gewohnt war, nur in einem bestimmten Stadium zu finden, gar keine so scharf begrenzte Erscheinung wäre, sondern als ob es eine fundamentale Eigenschaft des Caryotins wäre, sich dualistisch anzuordnen« (LUNDEGARDH 1913).

Die prophasischen bzw. telophasischen Stadien der Chromosomen zeigen also eine große Ähnlichkeit mit den Bildungsstadien des gestreiften Kernfadens. Auch die Leptotaen- und Zygotaenstadien lassen sich zum Vergleich anschließen: in allen genannten Fällen beobachten wir zu Reihen geordnete Chromatindoppelkörner, nicht selten untereinander durch Linindoppelfäden verbunden bzw. paarweise vereinigte Chromatinschleifen mit einander gegenüber liegenden knotigen Anschwellungen. Auch ALVERDES hatte ja die von ihm gefundenen Doppelspiralen in Beziehung gesetzt zu den Doppelmiten der Salamanderlarve. Auch in der Ausgestaltung von Doppelspiralen (wie wir sie auch öfters fanden), wäre ein Hinweis auf dualistische Tendenzen gegeben.

Wenn wir bisher die große Ähnlichkeit der gestreiften Kernfäden der Dipterenlarven mit entsprechenden Bildungen an Pro- und Telophasechromosomen betonten, so besteht doch zwischen den verglichenen Objekten ein fundamentaler Unterschied: auf der einen Seite handelt es sich um Bildungen, die die Kernteilung einleiten bzw. abschließen, auf der anderen handelt es sich um Funktionskerne, die keine mitotische Teilung mehr erfahren. Demenstprechend wird hier auch bald ein Nucleolus oder mehrere Nucleolen gebildet als Ausdruck innerer Stoffwechselvorgänge.

Unter Berücksichtigung des Mitgeteilten können wir uns folgendes Bild machen: die Telophase der Speicheldrüsenbildungszellen verläuft vielleicht unter Auflockerung der homogenen Chromosomen. Man kann die Reihen von Chromatindoppelkügelchen am Anfang der Kernentwicklung auffassen als den Ausdruck der »dualistischen Tendenz« (LUNDEGARDH) der chromatischen Substanz. Die Elemente des Fadens werden entweder als molekular (Chromiolen [PFITZNER], Mikrosomen [STRASBURGER]) beschrieben oder als Chromogranula. (FLEMMING u. a.). In unserem Falle handelt es sich um Gebilde vom Werte der Chromogranula, da diese sich selbst aus feinsten Körnchen zusammengesetzt zeigen. Zum Verständnis der Auflockerung der Chromosomen bei der Fadenbildung könnte man das von BONNEVIE aufgestellte Prinzip heranziehen, daß die Größenzunahme der jungen Chromosomen erfolgt auf dem Stadium einer möglichst feinen Verteilung des Chromatins. Auch in unserem Falle handelt es sich ja um eine beträchtliche Größenzunahme des Fadens und wie schon erwähnt, ließe sich die diakineseähnliche Anlagerung der Fadenelemente wie bei jener als Stoffaufnahme aus dem Zellplasma zur Ernährung jener Elemente deuten.

Mit großer Wahrscheinlichkeit ist also ein einheitliches Spirem anzunehmen, das im Laufe der späteren Umbildungsprozesse vielleicht

in der Weise zum Vorschein kommt, daß das in den Chromatindoppelkörnern gespeicherte Material in einer bisher noch nicht völlig aufgeklärten Weise zur Bildung der Chromatinscheiben und Spiralen sich umlagert. Bezüglich des weiteren Wachstums des Fadens könnte man ähnlich wie BOVERI annehmen, daß wie beim Chromosom der Prophase »eine Art Zentralorgan« besteht, das mit einer gewissen Attraktionskraft begabt, immer wieder ein bestimmtes Chromatinquantum um sich sammelt. Die völlige Auflösung und Auflockerung des Tochterspirems, die sonst zur Gerüstbildung führt, unterbleibt bei *Chironomus* und *Musca*, vielleicht in Beziehung zu irgendwelchen, uns unbekannten Kern- oder Zellfunktionen. Der Faden entwickelt sich nun weiter und erleidet nun ähnliche Umbildungen wie die Prophasechromosomen. Gleiche Ursachen (Chromatinverteilung und Chromatintransport) bewirken nun vielleicht auch ähnliche Bilder. Im Anschluß an die mit der Kernbildung parallel gehende Assimilation und das Wachstum der Chromatinmasse mögen die Nucleolen entstehen. Zunächst ist nur einer vorhanden. Später dagegen mehrere; ob diese durch Spaltung hervorgegangen sind oder sich neu gebildet haben, läßt sich nicht entscheiden. Denn man kann ebensogut die Zerklüftungsbilder auffassen als Nucleolendegeneration. Man beobachtete bei *Calliphora* eine Vermehrung des Kernkörpers bis auf ungefähr zehn. Deshalb spricht AUERBACH, der wohl die Nucleolenvermehrung richtig beobachtet hat, daneben aber wohl Fadenelemente für Nucleolen angesehen hat (vgl. Literatur), von einer Tendenz zur Vervielfältigung (die aber schließlich nichts erklärt).

Die Zahl der Nucleolen schwankt von Gewebe zu Gewebe, von Art zu Art, von Zelle zu Zelle, während der Faden bei allen Dipterenlarven eine große Ähnlichkeit aufweist. In der Nucleolarsubstanz haben wir deshalb wohl nicht das wesentlichste Element im Kern zu sehen. Sie ist wohl besser als der Ausdruck der Stoffwechselvorgänge zu betrachten.

Bei den Dipterenkernen wie bei vielen Chromosomen besteht der Faden aus zwei deutlich gesonderten Substanzen, dem Chromatin und dem Achromatin, die bei den Dipteren auch deutlich lebend zu sehen sind. Die Behauptung CARNOYS, daß es sich bei dem »noyau nucléinien« um einen charakteristischen Bestandteil a l l e r Kernarten handele, ist sehr bald zurückgewiesen. So konstatiert HEIDENHAIN (Plasma und Zelle) in bewußtem Gegensatz zu dem belgischen Forscher bei Schmetterlingsraupen in Muskeln, Epidermis, Nervengewebe, Tracheen und Fettkörper das F e h l e n dieser Anordnung. Wir selbst fanden den Fadentyp,

wie schon erwähnt, im wesentlichen beschränkt auf die larvalen Stadien der Dipteren.

Bezüglich der Beziehungen des Fadens zu irgendwelcher Funktion steht nun folgendes fest: der Faden ist in allen larvalen Funktionskernen zu finden. Er fehlt dagegen in allen Imaginalscheibenkernen. Besonders bedeutsam war in dieser Beziehung die Imaginalzone von *Musca*. Auch hier fehlten die Kernfäden, obwohl — das beweisen die Mitosenbilder — sich die Kerne noch teilen.

Wenn man an funktionelle Beziehungen denken will, so darf man jedoch dabei nicht etwa rein sekretorische Funktion annehmen. Denn die Kernfäden waren sowohl in Kernen von absorbierenden wie von sezernierenden Zellen, sowohl in Drüsen wie in anderen Geweben (z. B. Muskelgewebe) vorhanden. Haecker (1895) konstatiert: »Erstere Erscheinung (Fortbestand des Knäuels) dürfte wohl nicht als eine Eigentümlichkeit des Keimbläschens zu betrachten sein. Wenigstens sind uns durch die Untersuchungen von Balbiani, Gilson, van Gehuchten an verschiedenen Insekten Bilder von sezernierenden Zellen bekannt geworden, deren Kerne einen offenbar zusammenhängenden Fadenknäuel zeigen; und ich selbst habe in den großen Kernen des Wimperreifs einer Polychaetenlarve (Polynöe) eine Anordnung des Chromatins in langen Fadenzügen beobachtet. Da es sich in den eben genannten Fällen um Zellen von lebhafter, vegetativer Fähigkeit handelt, so muß wohl an die Möglichkeit gedacht werden, daß auch im Keimbläschen der Fortbestand einer knäueligen Struktur des Chromatins in einer gewissen Beziehung zu den vegetativen Leistungen der wachsenden und dotterspeichernden Eizelle steht«. Man kann mit Grund die Kernstruktur der Dipterenlarven auffassen als ein auf dem Teilungsstadium stehen gebliebenens, besonderen Funktionen der Zellphysiologie angepaßtes Spirem. Vielleicht könnte man auch noch das Verharren auf dem Spiremstadium als das primäre, die Gerüstbildung als das sekundäre annehmen. Auch Lundegardh sagt, »daß die Bedingungen des Spirems auch unabhängig von der Caryokinese realisiert werden können«. Unsere Ansicht würde die Darstellung einiger Autoren (Strasburger, Flemming) ergänzen, die auch zur Zeit der Teilung eine rege Wechselbeziehung zwischen Kern und Zellplasma annehmen. Diese Beziehungen würden sich vornehmlich im Spiremstadium der Teilungen, dem auch die Strukturen in den Speicheldrüsen der Dipterenlarven entsprechen, aber auch noch in den bereits gebildeten chromatischen Gerüsten äußern. So erklärt z. B. Born die eigentümliche Chromatinanordnung auf den vorzeitig gebildeten Chromatinfäden vor der Kernteilung bei Tritoneiern

in Zusammenhang mit dessen Funktion: »Von dem Augenblick an, wo die Eizelle nicht mehr einfach wächst, sondern ich möchte sagen, spezifische Leistungen, Abscheidung und Anordnung des Dottermaterials, zu vollbringen hat, verdichtet sich das Chromatin des Keimbläschens zu einer besonderen Struktur, den Chromatinfadensträngen, wobei aber in der höchst eigentümlichen Anordnung das deutliche Bestreben hervortritt, dem wirksamen Stoffe, dem Chromatin, eine möglichst große Oberfläche zu wahren.« »Später konzentriert sich das Chromatin. Die große Oberfläche, welche dasselbe bisher darbot, wird aufgegeben, denn in jedem Strang zieht sich das Chromatin aus den quergewundenen Fäden in einen Achsenfaden zusammen, wobei in höchst charakteristischer Weise die blassen, queren Schlingen (Linin?) häufig noch sichtbar sind, wenn sich das Chromatin schon in den Achsenfaden zusammengezogen hat«. Also auch hier ist ein Hinweis auf alternierende Chromatin- und Achromatinstränge und eine möglicherweise bestehende Beziehung zwischen Kernstruktur und Funktion gegeben.

Zusammenfassung.

1. In den Gewebskernen aller untersuchten Dipterenlarven findet sich ein gestreifter Kernfaden in verschiedenem Grade der Ausbildung: am höchsten ist er in den Speicheldrüsenkernen, weniger typisch in den Kernen des Darmtractus, der Haut, der Ganglien, des Fett- und Muskelgewebes der Larven entwickelt.

2. Man hat die Kernstruktur der Dipterenlarven aufzufassen als ein auf dem Teilungsstadium stehen gebliebenes, besonderen Funktionen der Zellphysiologie angepaßtes und dementsprechend verändertes Spirem, wie dies schon Wilson, Alverdes, Haecker vermutet haben.

3. Auch in den Fällen, in denen sich bei Untersuchungen in Canadabalsam nur kurze »Fadenstücke« vorfanden, läßt sich unter Anwendung bestimmter Aufhellungsmittel (Rizinusöl, Glycerin) zeigen, daß auch hier schon ein einheitliches »Spirem« vorliegt.

4. Was die drei Hauptformen der Fadenzusammensetzung aus Scheiben, Ringen oder Spiralen anbelangt, so konnte auch von mir nichts Endgültiges festgestellt werden. Sie sind vermutlich Ausdruck innerer Umgestaltungsprozesse, die den physiologischen Umsetzungen entsprechen.

5. Die Nucleolarsubstanz variiert von Kern zu Kern, von Gewebe zu Gewebe, von Art zu Art, während der Kernfaden in seiner Bildung konstant ist. Man hat daher den Faden als das wesentlichste Element

im Kern zu betrachten; das Variieren der Nucleolen läßt sich am besten verstehen, wenn man sie als Produkte des Kernstoffwechsels betrachtet (die je nach der Intensität desselben in verschiedenem Grade ausgebildet und wieder aufgelöst werden [Kernsekrettheorie]).

Halle a. S., Dezember 1919.

Literaturverzeichnis.

ALVERDES, F.: Die Entwicklung des Kernfadens in der Speicheldrüse der Chironomuslarve. Zool. Anz. Bd. 39, 1912.

—, Die Kerne in den Speicheldrüsen der Chironomuslarve. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9, 1913.

—, Nochmals über die Kerne in den Speicheldrüsen der Chironomuslarve. Zool. Anz. Bd. 42, 1913.

AUERBACH, L.: Organologische Studien zur Charakteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau 1874.

BALBIANI, E. G.: Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anz. Bd. 4, 1881.

—, Sur la structure intime du noyau du Loxophyllum meleagris. Zool. Anz. Bd. 13, 1890.

BARANETZKY, J.: Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Zeitg. Bd. 38, 1880.

BATELLI, A.: Contribuzione all' anatomia ed alla fisiologia della larva dell' Eristalis tenax. Bull. della Società entom. ital. 1879.

BLOCHMANN: Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. Bd. 12, 1887.

BOLLES-LEE, A.: Les Cinèses spermatogénétiques chez Helix pomatia. La cellule T. 13, 1897.

—, La réduction numérique et la conjugaison des chromosomes chez l'escargot. La cellule T. 27, 1911.

— L'étape strepsinématique des auxocytes mâles de l'escargot. La cellule T. 27, 1911.

BOLSIUS, H.: Sur la structure spiralée ou discöide d'élément chromatique dans les glandes salivaires des larves de Chironomus. La cellule T. 27, 1911.

BONNEVIE, K.: Chromosomenstudien I. Arch. f. Zellf. Bd. 1, 1908.

—, Über die Struktur und Genese der Ascarischromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. 9, 1913.

BORN, G.: Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, 1894.

BOVERI, TH.: Zellstudien VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. Jen. Zeitschr. Bd. 43, 1908.

BRÜEL, L.: Zelle und Zellteilung (zoologisch). Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. X, Jena 1915.

CARNOY, J. B.: La biologie cellulaire. Lierre 1884.

—, La Cytodiérèse chez les Arthropodes. La cellule T. 1, 1885.

CARNOY J. B. et LEBRUN, H.: La vésicule des Batraciens (Les urodèles). La cellule T. 14, 1894.

Carnoy, J. B.: La vésicule des Batraciens (Genèse des nucléoles) La cellule T. 17, 1897.

Erhard, H.: Über den Aufbau der Speicheldrüsenkerne der Chironomuslarve. Arch. mikr. Anat. Bd. 76, 1910.

Fauré-Fremiet, E.: Contribution à l'étude des glandes labiales des Hydroconises. Ann. des Sciences nat. Zool. T. 11, 1910.

Faussek, W.: Zur Frage über den Bau des Zellkerns in den Speicheldrüsen der Larve von Chironomus. Arch. mikr. Anat. Bd. 82, 1913.

Flemming, W.: Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.

—, Über Unsichtbarkeit lebendiger Kernstrukturen. Anat. Anz. Bd. 7, 1892.

van Gehuchten, A.: L'axe organique du noyau. La céllule T. V, 1889.

—, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. La cellule T. VI, 1890.

Grégoire, V.: La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'Allium). La cellule T. 23, 1906.

—, La formation des gemini héterotypiques dans les végétaux. La cellule T. 24, 1907.

Grégoire V. et Wygaerts, A.: La reconstitution du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques; T. Racine de Trillium grandiflorum et Télophase homoeotypique dans le Trillium cernuum. La cellule T. 21, 1904.

Gross, R.: Beobachtungen und Versuche an lebenden Zellkernen. Arch. f. Zellf. Bd. 14, 1916.

Gurwitzsch, A.: Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1913.

Haecker, V.: Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Bd. 5, 1892.

—, Die heterotypische Kernteilung im Cyklus der generativen Zelle. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. Bd. 6, 1892.

—, Die Vorstadien der Eireifung (zusammenfassende Untersuchung über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschennucleolen). Arch. mikr. Anat. Bd. 45, 1895.

—, Bastardierung und Geschlechtszellbildung. Zool. Jahrb. Suppl. 7, 1905.

Heidenhain, M.: Plasma und Zelle. Jena 1907—1911.

Henneguy, L.: Leçons sur la cellule. Paris 1896.

Hertwig, O.: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morph. Jahrb. Bd. 1, 3, 4. 1876—77.

—, Allgemeine Biologie, 2. Aufl. Jena 1906.

van Herwerden, M. A.: Über die Kernstruktur in den Speicheldrüsen der Chironomuslarven. Anat. Anz. Bd. 36, 1910.

—, Über den Kernfaden und Nucleolus in den Speicheldrüsenkernen der Chironomuslarve. Anat. Anz. Bd. 38, 1911.

Korschelt, E.: Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Elemente des Insektenovariums. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 43, 1886.

—, Über die eigentümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüse von Chironomus plumosus. Zool. Anz. Bd. 7, 1884.

—, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie Bd. 4, 1891.

KOWALEWSKY, A.: Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zool. Anz. Bd. 8, 1885.
—, Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 45, 1887.
Kulagin, N.: Zur Frage über die Struktur der Zellkerne der Speicheldrüsen und des Magens bei Chironomus. Ztschr. f. wiss. Insektenbiologie. Bd. 1, 1905.
LEYDIG, FR.: Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere, Bonn 1883.
LUNDEGARDH, H.: Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. 9, 1913.
NEMEC, B.: Über die karyokinetische Kernteilung bei der Entwicklung in der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 33, 1899.
NUSSBAUM, M.: Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Arch. mikr. Anat. Bd. 21, 1882.
OBST, P.: Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 66, 1899.
PFITZNER, W.: Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkerns (Ein Beitrag zur Lehre vom Bau des Zellkerns). Morph. Jahrb. Bd. 7, 1882.
RABL, C.: Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. 10, 1885.
RASCHKE, W.: Die Larve von Culex nemorosus. Arch. f. Naturgesch. Bd. 53, 1; 1887.
ROHDE, E.: Untersuchungen über den Bau der Zelle. T. Kern und Kernkörper. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 73, 1903.
SCHNEIDER, K. C.: Histologische Mitteilung III. Chromogenese. Festschrift f. R. HERTWIG T. 1910.
VON SCHUSTOW, L.: Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von Allium cepa. Arch. f. Zellf. Bd. 11, 1913.
STRASBURGER, E.: Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Arch. mikr. Anat. Bd. 21, 1882.
— Die Kontroversen der indirekten Kernteilung Arch. mikr. Anat. Bd. 23, 1884.
VANEY, G.: Contribution à l'étude des larves et des metamorphoses des Diptères. Ann. de l'université de Lyon T, 1902.
WEISMANN, A.: Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus spec., Musca vomitoria und Pulex canis Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 13, 1863.
—, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 14, 1864.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI.

Sämtliche Abbildungen sind mit Hilfe des Zeichenapparates angefertigt und zwar, soweit keine anderen Angaben gemacht, mit Benutzung der WINKELschen homogenen Immersion + Kompensationsokular 6 (Vergr. 1540).

Fig. 1—8 *Eristalinus*-Larve. Speicheldrüse.

Fig. 1. Ausführgänge. i = Imaginalzone, s = Sekretionszellen (BOUIN, Häm. n. DELAFIELD). Vergr. 104. (Seite 123.)

Fig. 2. Kern total (Subl. Eisessig, Häm. n. DELAFIELD). Vergr. 668 (Seite 125).

Fig. 3. Kern 3 μ (FLEMMING, Safranin), (Seite 124).

Fig. 4—6. Fadenstücke und Nucleolen (FLEMMING, Fig. 4 Safranin 5 μ [Seite 14], Fig. 5—6 Häm. n. HEIDENHAIN 3 μ). (Seite 124.)

Fig. 7. Imaginalzone längs 3 μ; *s* = Sekret, *a* = Ausführgang, *dr* = Sekretionszellen (FLEMMING, Safranin). (Seite 125.)

Fig. 8. Kerne der Imaginalzone total, *a* vom Ausführgang (Spiralen der Chitinintima), *b* von der Imaginalzone, *c* vom Übergang in den sezernierenden Teil der Drüse (BOUIN, Häm. n. DELAFIELD). (Seite 126.)

Fig. 9—11. *Musca domestica*-Larve. Speicheldrüse (FLEMMING, Fig. 9—10 Häm. n. HEIDENHAIN, Fig. 11 Safranin). Fig. 9: 5 μ, Fig. 10—11: 3 μ, Fig. 9 Fadenstücke; Fig. 10 Endigung des Fadens im Nucleolus, Fig. 11 Imaginalzone. *a* und *d* Mitosen, *b* und *c* Imaginalzellkerne (Seite 126).

Fig. 12—30 und 41 *Calliphora erythrocephala*-Larve. Speicheldrüsenkerne. Fig. 12 konserv. mit Subl. Eisessig, gefärbt mit Häm. n. DELAFIELD (Seite 127); Fig. 13 und 22 konserv. mit FLEMMING, gefärbt mit BENDAS Häm., Fig. 15—17, 19, 21, 23—25; konserv. mit FLEMMING, gefärbt mit Häm. n. HEIDENHAIN; Fig. 14, 18, 20, 26—30, 41, konserv. mit FLEMMING, gefärbt mit Safranin. Fig. 12—16 soeben ausgeschlüpft. Fig. 12 total, Fig. 13: 2 μ, Fig. 14 Drüsenquerschnitt 3 μ, Fig. 15: 3 μ, Fig. 16: 2 μ (Seite 127).

Fig. 17 Nucleolen von 4 aufeinanderfolgenden Schnitten. 29 Stunden alt. Fig. 18 1 Tag alt 2 μ, Fig. 19 32 Stunden alt 3 μ, Fig. 20 4 $^1/_4$ Tag alt (Fadenstück) 3 μ, Fig. 21 3. Tag 2 μ. Fig. 22—26 Fadenstücke. Fig. 22 24 Stunden alt, Fig. 23 26 Stunden alt, Fig. 24 29 Stunden alt, Fig. 25 32 Stunden alt, Fig. 26 4 Tage alt [Fig. 22—24: 2 μ, Fig. 25—26 3 μ] (Seite 127).

Fig. 27—28 4 Tage alt: Fig. 27 Kern 3 μ, Fig. 28 *a* Nucleolus, *b* Fadenstück 2 μ (Seite 128).

Fig. 29 6 Tage alt 2 μ, Fig. 30 8 Tage alt (Seite 128).

Fig. 41 Larve soeben ausgeschlüpft 2 μ.

Fig. 31—40, 42—63 *Chironomus*-Larve Speicheldrüse. Fig. 31—35, 39, 42—52 konserv. mit $^1/_2$ Subl. + 2 Eisessig, gefärbt mit Häm. n. DELAFIELD; Fig. 38 konserv. mit FLEMMING, gefärbt mit Häm. n. HEIDENHAIN; Fig. 36—37, 40, 53—63 conserv. mit FLEMMING, gefärbt mit Safranin.

Fig. 31 Mitose der Speicheldrüsenmutterzellen (älterer Embryo), total (Seite 133).

Fig. 32 Speicheldrüsenkern jüngstes Stadium *a* isoliert, *b* im Zellverbande (älterer Embryo) total (Seite 133).

Fig. 33—35 Speicheldrüsenkerne älterer Embryonen, total (Seite 133).

Fig. 36—38 Speicheldrüsenkerne von Embryonen kurz vor deren Ausschlüpfen 3 μ; Fig. 39 $^1/_2$ tägig, total; Fig. 40 soeben ausgeschlüpft, total. Fig. 42 $^1/_2$ Tag alt, total; Fig. 43 1. Tag, total; Fig. 44 1 $^1/_2$ Tag alt, total; Fig. 45 1. Tag, total; Fig. 46 $^1/_2$ Tag alt, total; Fig. 47 3. Tag, total; Fig. 48 4. Tag, total; Fig. 49 4 Tage alt, total; Fig. 50 6 Tage alt, total (Seite 134).

Fig. 51 Larve 10 Tage alt, total; behandelt mit HCl conc. (daher sind die Nucleolen gelöst), (Seite 134).

Fig. 52. Larve 12 Tage alt, Verbindung des Fadens mit dem Nucleolus.

Fig. 53—55. Speicheldrüsenkerne von Embryonen kurz vor dem Ausschlüpfen. Fig. 53—54 3 μ, Fig 55 2 μ.

Fig. 56—58. Larven soeben ausgeschlüpft 3 μ.

Fig. 59. $^1/_2$ Tag alt, 3 μ; Fig. 60 $^3/_4$ Tag alt 3 μ; Fig. 61 1. Tag 3 μ; Fig. 62 2 Tage alt 3 μ; Fig. 63 3 Tage alt 3 μ.

Fig. 64—71, 73. *Eristalinus*-Larve.

Fig. 64 . Epithelzellkern vom Oesophagus (auf der linken Seite von *b* die Muskelschicht), (FLEMMING, Safranin) 2 μ (Seite 139).

Fig. 65. Proventriculuskerne. *a* von der äußeren Wand, *b* aus der Imaginalzone, *c* Übergangskern, *d* von der in den Proventriculus vorgestülpten Partie des Oesophagus (FLEMMING, Safranin) 2 μ.

Fig. 66. Chylusdarm: Absorptionszelle (nur Kern und äußere Umrisse sind gezeichnet, links der Stäbchensaum), (FLEMMING, Safranin) 2 μ.

Fig. 67—68. Chylusdarm: Sekretionszellen (FLEMMING, Safranin) 3 μ (Seite 140).

Fig. 69 Fettzelle (FLEMMING, Safranin) 3 μ (Seite 140).

Fig. 70. Ganglienzellkerne (FLEMMING, Safranin) 2 μ (Seite 140).

Fig. 71. Hautzellkern (FLEMMING, Safranin) 2 μ (Seite 140).

Fig. 73. Muskelzellkern (FLEMMING, Safranin) 2 μ (Seite 140).

Fig. 72. *Calliphora erythrocephala*-Larve: Fadenstücke *a* von der Haut *b* aus dem Tracheenkern (Subl. Eisessig, Häm. n. DELAFIELD) 5 μ (Seite 140).

Fig. 74. *Calliphora erythrocephala-Imago*: Speicheldrüsenkerne total (Subl. Eisessig, Häm. n. DELAFIELD), (Seite 141).

Fig. 75. *Chironomus*. Embryonalkerne total ($^1/_2$ Subl. + 2 Eisessig, Häm. n. DELAFIELD), (Seite 141).

Fig. 76—77. *Chironomus*. Polzellkerne total, Fig. 76 in Kanadabalsam, Fig. 77 in Glycerin ($^1/_2$ Subl. + 2 Eisessig), (Seite 141).



Morphologie und Histologie des Herzens und Pericards von Anodonta cellensis.

Von

Carl Krug.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 40 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitendes.

Die nachstehende Arbeit schließt sich einer Reihe von Untersuchungen an, die in den letzten Jahren im hiesigen Institute über eine unserer größten Süßwassermuscheln, der *Anodonta cellensis,* ausgeführt wurden. Sie bezweckt eine genauere Klarlegung der morphologischen und histologischen Verhältnisse des Herzens und des Pericards.

Im besonderen wird sie auch eine wichtige Ergänzung der zur gleichen Zeit an demselben Objekte angestellten Untersuchungen von Schwanecke (Blutgefäßsystem), Brück (Muskulatur), Wetekamp (Bindegewebe) und Herbers (Entwicklungsgeschichte) bilden.

Von den vielen interessanten in das Gebiet der Arbeit fallenden Fragen fanden zwei in besonderem Maße Berücksichtigung. Einmal war es unumgänglich, auf die Histologie der Herzmuskelfasern genauer einzugehen, obwohl diese oft der Gegenstand von Muskeluntersuchungen waren. Dies rechtfertigt sich umsomehr, als die zahlreichen Autoren in den strittigen Punkten zu keinem einheitlichen Ergebnisse gekommen sind. — Zum andern wurde die von Herbers in seiner Entwicklungsgeschichte der *Anodonta* angeschnittene Frage nach dem Vorhandensein einer inneren Wandung des Lamellibranchiatenherzens in einem besonderen Abschnitte ausführlich besprochen.

Anschließend an den rein morphologischen Teil der Arbeit wurde ein kurzes Kapitel über die Physiologie des Herzens eingeschaltet. Dieser Abschnitt kann keinen Anspruch auf eine erschöpfende Darstellung machen. Vielmehr bezweckt er eine Deutung der physiologischen Vorgänge in Anlehnung an die sich aus der Morphologie ergebenden Befunde und der daraus zu ziehenden Folgerung für die Auffassung des Herzens. Beigefügt wurden noch einige hiervon unabhängige Beobachtungen, die sich gelegentlich der Untersuchung zeigten.

Ferner wurde eine Untersuchung der Ansatzstellen der Aorten an die Herzkammer und der an diesen Stellen vorhandenen Aortenklappen durchgeführt.

Die Bearbeitung der in der Herzbeutelgegend, namentlich in den benachbarten Mantelteilen, zahlreich anzutreffenden Konkrementführenden Zellen erstreckt sich nur auf die Wanderzellen des Herzens. Von der Behandlung der Frage nach den Beziehungen dieser Zellkomplexe zu den abgestoßenen Zellen der in unmittelbarer Nähe liegenden Pericardialdrüse wurde Abstand genommen, da diese Verhältnisse zur Zeit Gegenstand einer besonderen Untersuchung im hiesigen Institute sind.

Was die Literatur über Herz und Pericard anbetrifft, so ist mir, außer den kurzen Darstellungen in den bekannten Lehrbüchern, eine zusammenhängende Untersuchung im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht bekannt geworden. Die vorhandenen Arbeiten behandeln das Herz neben den andern Organen der Muschel rein von morphologisch-anatomischen Gesichtspunkten aus, oder sie geben eine spezielle Histologie der Herzmuskelfasern. Einzelne Bemerkungen finden sich über den

behandelten Gegenstand in physiologischen, experimentellen, entwicklungsgeschichtlichen und andern Arbeiten über die Muscheln weit zerstreut.

Die anatomischen Arbeiten sind meist die älteren. Sie stammen durchweg aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts. Die teilweise mit größter Genauigkeit und guter Beobachtung durchgeführten Untersuchungen rühren von Keber, Milne-Edwards, Langer, von Hessling, Eberth u. a. her. Zu den neueren Darstellungen zählen die Ausführungen von Ménégaux, Grobben und K. C. Schneider. Nachdem durch die genannten Autoren, unter denen Keber mit seiner Arbeit von 1851 besonders hervorzuheben ist, die Anatomie der Muscheln einigermaßen klargelegt war, konnten die feineren meist histologischen Untersuchungen einsetzen. Aus der Fülle der in dies Gebiet gehörigen Arbeiten möchte ich neben den älteren von Leydig, Weismann, Dogiel, unter den neueren vornehmlich die von Grobben, Knoll, Bergh, Schneider, Marceau, Vigiers und Vlès, Prenant und Lozinsky hier anführen. Erwähnt sei hier, daß diese Arbeit bereits im Juli 1914 abgeschlossen wurde, aber wegen meiner Beteiligung am Krieg nicht früher zur Veröffentlichung gebracht werden konnte.

B. Material und Methode.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an einer in hiesiger Gegend häufig vorkommenden Teichmuschel, die als *Anodonta cellensis* [Schröt.] bestimmt wurde, ausgeführt. Das Materia lentstammte abgeschnürten Flußarmen der Lahn bei Lollar, Marburg, Kölbe und der Ohm bei Anzefahr. Je nach Art der Verwendung wurden größere und kleinere Tiere benutzt. Zu makroskopischen Untersuchungen dienten natürlich nur möglichst große Exemplare und zwar bis zu einer Länge von 18 cm. Zu histologischen Zwecken wählte ich 8—12 cm lange Muscheln aus. Auch fanden kleinere Anodonten, 14, 18, 22 mm lang, die in Schnittserien zerlegt wurden, Verwendung teils zur Kontrolle und Erweiterung der am Totalobjekt durch Präparation gemachten Befunde, teils zu feineren histologischen Untersuchungen.

So wurde die Untersuchung über die Entstehung der Fibrillen der Herzmuskelfasern an Präparaten von einer 14 mm langen Muschel durchgeführt, die mir Herr Dr. Brück in liebenswürdiger Weise zur Verfügung stellte.

Zwecks anatomischer Untersuchung wurden die Tiere mittels Skalpells aus der Schale herauspräpariert, oder es wurde von der Schale der Schloßrand mit seiner Umgebung soweit fortgenommen, bis die ganze Herzgegend völlig frei lag. Diese Art der Präparation hatte den Vorteil, daß die sonst unvermeidlichen starken Kontraktionen der Herzmuskulatur unmöglich gemacht wurden, da die Adduktoren unverletzt blieben. Die so (unter Wasser) präparierten Tiere wurden zur Aufbewahrung in eine 5—10% Formollösung gelegt. In dieser hielten sich die Präparate sehr gut, ohne daß starke Änderungen in Gestalt und Farbe auftraten. Nur machte ich, nebenbei bemerkt, an den so aufbewahrten Exemplaren die Beobachtung, daß nach längerer Zeit der sonst gelblichbraun erscheinende Mantel der Muschel etwas abblaßte, während die mehr rotbraune Pericardialdrüse, deren genaue

Begrenzung am lebenden Tiere wegen der fast gleichen Mantelfarbe sehr schwer oder fast garnicht zu erkennen war, einen purpurnen bis violetten Ton annahm; dadurch ließ sich jetzt scharf ihre Ausdehnung bestimmen.

Zur histologischen Untersuchung wurde nur lebensfrisches Material genommen, das am Tage der Konservierung erst eingefangen war. Die im Aquarium gehaltenen Anodonten ergaben in der Regel für die Muskulatur des Herzens keine brauchbaren Präparate. — Vor der Konservierung betäubte ich die Anodonten mit Muskelgiften, und zwar verwandte ich mit gutem Erfolge schwachprozentige Lösungen von salzsaurem Hydroxylamin. Nach mehrstündigem Einwirken der Gifte waren die Muskeln soweit gelähmt, daß sie keine Kontraktionen mehr ausführen konnten. Wie schwer die Konservierung war, erhellt aus der Tatsache, daß dem Körper unbetäubter Tiere entnommene Herzen oft noch kurze Zeit in heißer ZENKERscher Lösung weiterpulsierten. Diese Lösung, der einige Tropfen Eisessig zugesetzt waren, wurde vornehmlich zur Konservierung herangezogen. Daneben kamen andere Fixationsmethoden wie mit Sublimat-Eisessig, FLEMMINGscher Flüssigkeit für feinere Untersuchungen mit gleichgutem Erfolge in Anwendung. Im allgemeinen reichte die ZENKERsche Konservierungsflüssigkeit vollständig aus.

Von der nach neueren Arbeiten mittels der Injektionsmethode durchgeführten Konservierung nahm ich nach vergeblichen Versuchen, brauchbare Objekte zu erhalten, bald Abstand. Ich machte vielmehr die Beobachtung, daß durch den Druck der eingeführten Fixationsflüssigkeit die Herzmuskulatur, soweit sie nicht zerstört war, eine derartige Dehnung erfuhr, daß man zu ganz unnatürlichen Bildern kam, die leicht zu einseitigen Schlüssen hätten führen können. Der fast immer unvermeidlichen Kontraktion begegnete ich andrerseits in der Weise, daß ich nicht nur den Ventrikel zur Fixation brachte, sondern stets den gesamten Pericardialkomplex nebst den angrenzenden Organen. Die zur Untersuchung ausgewählten Teile wurden erst aus dem konservierten Objekte herausgenommen, soweit dieses nicht total weiter behandelt wurde. — Nach Durchführen durch Alkohol in steigender Konzentration wurden die Objekte über Xylol und Xylol-Paraffin in reines Paraffin eingebettet und in Serien von 5—10 μ dicken Schnitten zerlegt.

Zur Färbung wurde in erster Linie Hämatoxylin-Eisenalaun nach M. HEIDENHAIN benutzt. Ebenfalls mit guten Ergebnissen kamen Hämatoxylin-Eosin, HEIDENHAIN-Säurefuchsin und Safranin zur Verwendung. — Zur Darstellung des Bindegewebes wählte ich eine von MALLORY angegebene Doppelfärbung, die im hiesigen Institute schon des öfteren mit Erfolg bei *Anodonta* angewendet wurde. Die Schnitte wurden mit Säurefuchsin vorgefärbt, darauf kurze Zeit in eine Phosphormolybdänsäurelösung gebracht, um dann in der eigentlichen Farbe, die sich aus Anilinblau, Orange G, Oxalsäure und Aqua dest. zusammensetzt, gefärbt zu werden. Die Muskulatur färbte sich bis in die feinsten Fasern hinein rot, während das Bindegewebe ein tiefes Blau annahm, so daß eine Verwechselung von Muskelfasern und Bindegewebe vollständig ausgeschlossen war. — Um die in neuerer Zeit unter dem Namen Plastosomen bekannt gewordenen Gebilde in den Muskelzellen hervorzuheben, wurden die Schnitte nach dem von BENDA angegebenen Verfahren behandelt. Nach spezieller Konservierung wurden sie durch Lösungen von Eisenalaun, sulfalizarinsaurem Natron und Kristallviolett gebracht. — Die genauen Rezepte für diese sowie die MALLORYsche Färbemethode sind in der Arbeit von

Wetekamp angeführt, so daß es sich erübrigt, hier eine eingehende Darstellung davon zu geben. — Zum Schlusse sei noch erwähnt, daß ich, wegen der minimalen Ergebnisse, von Mazerationspräparaten, die mittels Salpetersäure hergestellt wurden, und von Zupfpräparaten bald Abstand nahm.

C. Morphologie des Herzens und Pericards.

I. Allgemeine Lage des Herzens, Pericards und der Nachbarorgane.

Bevor wir auf eine genauere Darstellung des Herzens und des Pericards eingehen, ist es angebracht, einige Worte über die allgemeine Anatomie, die gerade bei den Muscheln eine gewisse Eigenartigkeit erkennen läßt, vorauszuschicken. Wie bekannt, entbehren die Muscheln den Kopf und die zur Bewegung dienenden Extremitäten. Diese für die Muscheln charakteristischen Verhältnisse sind nun ausschlaggebend für die gesamte Organisation und im besonderen für den Verlauf des Darmkanals und die Anordnung der sich eng an diesen anschließenden größeren Gefäße. Diese bestimmte Lagebeziehung zwischen Gefäßsystem und Darm ist für den zentralen, propulsatorischen Teil des bei allen Lamellibranchiern gut ausgebildeten Blutgefäßsystems von besonderer Bedeutung. Die Lagerung des Herzens zum Enddarm, dessen letzter Abschnitt für die Betrachtung wichtig ist, ist bei den einzelnen Lamellibranchiaten verschieden. Diese Erscheinung hat man neben anderen Unterschieden auch zu systematischen Merkmalen herangezogen (wie z. B. Zahl und Größenverhältnis der Schließmuskeln und Bau der Kiemen für die Systematik zunutze gemacht wurden). Für die Lagebeziehung zwischen Herz und Darm kommen drei Möglichkeiten in Betracht: das Herz liegt über dem Darm, es wird vom Darm durchbohrt oder liegt unterhalb des Darmes.

Gilt in der Regel die zirkumrektale Lage des Herzens bei den Muscheln als die für sie typische, so gibt es doch auch eine Reihe von Ausnahmen, die die beiden andern Lagen aufweisen. So liegt — nach Langs Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere — bei einigen Spezies der Gattung *Nucula*, bei *Arca*, *Anomia* die Herzkammer dorsalwärts vom Darm. Von den spezialisierten Formen, die ein unter dem Enddarm liegendes Herz zeigen, sind *Meleagrina* und *Ostrea* anzuführen, während uns *Pinna*, *Avicula* und *Perna* aufeinanderfolgende Stadien für die Verlagerung des Herzens an die Ventralseite des Darmes geben. (Die Frage, welche von diesen Erscheinungsformen als die ursprüngliche und welche als abgeleitete anzusprechen sind, müßte in einer besonderen Arbeit behandelt werden.)

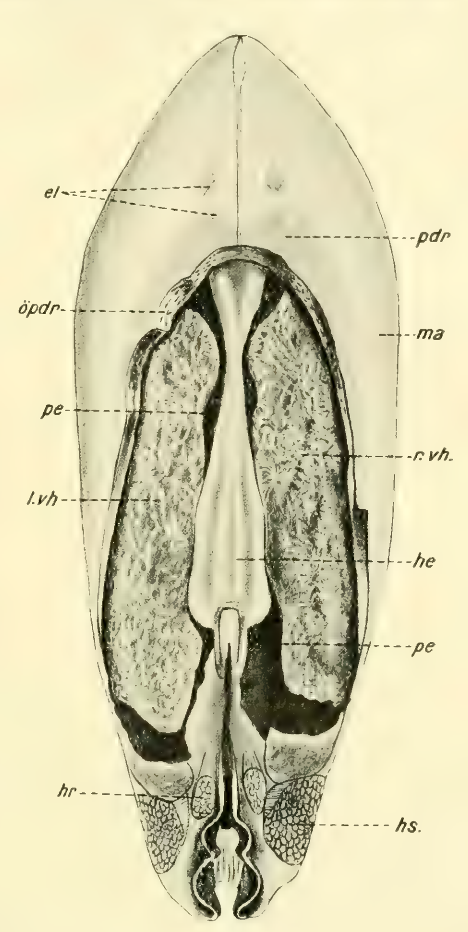
Anodonta cellensis besitzt ein typisches Eulamellibranchiatenherz; und zwar kommt allen Vertretern dieser Ordnung mit Ausnahme von *Teredo* ein zirkumrektal ausgebildetes Herz zu. Das Herz wird also bei der Teichmuschel in seiner Längsrichtung vom Enddarm durchbohrt oder, wie sich später mit Begründung erkennen läßt: das Herz umschließt den Enddarm. Dieser tritt, wie eine einfache Präparation zeigt und wie es GUTHEIL in seiner Arbeit über den Darm der *Anodonta* an Hand seiner Textfig. 1 richtig beschreibt, etwa unter einem rechten Winkel aus dem Eingeweidesack heraus, um schräg unten in das Pericard einzubiegen. In schwachem Bogen durchläuft der von Herzmuskulatur umschlossene Darmkanal der Länge nach den Herzbeutel und senkt sich kurz nach dem Austritt aus dem Pericard etwas schräg wieder nach unten.

Eine kurze Darstellung der Lage des Herzens und des Pericards gibt von HESSLING über die Perlmuscheln. Bei diesen liegt das Herz am unteren Ende des Rückens in der Mittellinie des Körpers in einem geräumigen Herzbeutel eingeschlossen. Dieser hat beim lebenden Tier die Form eines Trichters oder Kegels, dessen Basis nach hinten gerichtet ist. Nach oben, vorn und seitlich ist das Pericard von den beiden Mantelhälften begrenzt. Nach hinten zu ist es durch den Schließmuskel und nach unten durch die Vorhöhle der Niere und den Sinus venosus abgeschlossen. — Diese knappe morphologische Skizze wiederholt sich stets in den verschiedensten Arbeiten über die Muscheln. KEBER bestätigt sie in seinen »Beiträgen zur Anatomie und Physiologie der Weichtiere« für die von ihm eingehend untersuchte Teichmuschel. Da für ihn bezüglich des Circulationssystems die damals oft diskutierte Frage, ob den Lamellibranchiern ein offnenes oder geschlossenes Gefäßsystem zukomme, im Vorgergrund des Interesses steht, so tritt bei seiner »Anatomie des Gefäßsystems« die Behandlung des Herzens den andern eingehenden Teilen gegenüber etwas zurück. Der Untersuchung des Herzbeutels der *Anodonta* widmet er einen besonderen Abschnitt, auf den ich später ausführlich zu sprechen komme. Ebenso wenig wie KEBER geht auch LANGER auf die Herzverhältnisse trotz seiner genauen Darstellung des Gefäßsystems der Teichmuschel ein.

Betrachten wir nun eine lebende Teichmuschel, die wir nach Entfernung der Schale zweckdienlich unter Wasser legen, von der Rückenseite her, so wird das Pulsieren des Herzens sichtbar; das letztere ist in einem geräumigen durchsichtigen Sack, dem Herzbeutel, eingebettet. Nun öffnen wir das Pericard, das wir außer den Gonaden und der Niere noch als den Rest der sekundären Leibeshöhle ansehen müssen, durch

einen Längsschnitt in der Mittellinie und tragen die dorsale Wand des Herzbeutels nach beiden Seiten hin ab. Wir beobachten, daß das Pulsieren stärker wird und wie sich der Ventrikel unter sehr starken Kontraktionen bruchsackartig aus der Öffnung des Pericards hervorstülpt. Nehmen wir die Pericardwandung, so weit es geht, ohne das Herz zu zerstören, fort, so erhalten wir ein Bild wie es in Textfig. 1 dargestellt ist.

Wir sehen, daß das Pericard (*pe*) den größten Teil der dorsalen Seite des Anodontenkörpers einnimmt. Es erstreckt sich in seinem hinteren Abschnitte bis zu den hinteren Retraktoren (*hr*), während es nach vorn hin die Elevatoren (*el*) und die Ausläufer des rotbraunen Organs von KEBER, die Pericardialdrüse (*pdr*), nicht ganz erreicht. Die letztere ist in der Hauptsache in die fortgenommenen Mantelteile eingelagert und auf dem Bilde infolgedessen nur noch sehr wenig sichtbar. Dagegen zeigt die schräg angeschnittene Wandung des Pericards die zahlreichen Tubuli der Drüse, die in der Figur als feine Öffnungen (*öpdr*) deutlich zu erkennen sind. — Seitlich nimmt der Herzbeutel die ganze Breite des Körpers ein, indem er von der einen Mantelhälfte bis zur anderen reicht. Die beiden hinteren Retraktoren (*hr*) schließen zwischen sich den Mantelschlitz ein. Unter diesem tritt der Darm aus dem Pericard aus, der hier in seinem Verlaufe auf der Pericardstrecke durch den



Textfig. 1.

Dorsalansicht einer Anodonta. Pericard geöffnet. *el*, Elevatoren; *he*, Herzkammer; *hr*, hinterer Retraktor; *hs*, hinterer Schließmuskel; *rvh*, rechter, *lvh*, linker Vorhof; *ma*, Mantel; *pe*, Pericard; *pdr*, Pericardialdrüse; *öpdr*, Öffnungen der Pericardialdrüse. $^2/_3$ natürl. Größe.

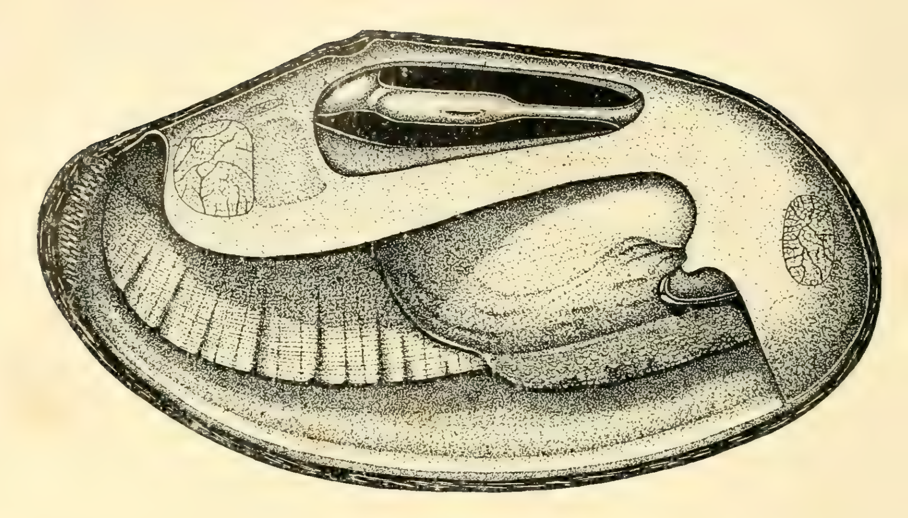
ziemlich stark kontrahierten Ventrikel (*he*) dem Auge verborgen bleibt. Nur schwach ist die Richtung des Darmkanals angedeutet. Der hier fast bis auf ein Minimum seines Volumens stark kontrahierte Ventrikel zeigt ein ungefähr keilförmiges Aussehen. Die Spitze dieses Keiles ist nach vorn gerichtet, während die breite Grundfläche von zwei seitlich des Darmes herabhängenden blinden Säcken des Ventrikels gebildet wird. Rechts und links von der Herzkammer sehen wir symmetrisch zwei große sehr dünnwandige Säcke. Dies sind die beiden Vorhöfe des Herzens (*vh*). Die zwischen Herzkammer und Vorhöfen sichtbare und in der Tiefe liegende dunkele Fläche bildet den Boden des Herzbeutels. Die dunkele Färbung ist bedingt durch die ventral des Pericardbodens liegende Niere. Die Außenflächen der Nierenschleife sind zum Teil zwischen dem hinteren Retraktor und hinteren Abduktor (*hs*) sichtbar. — Der von dem Ventrikel im Pericard freigelassene Raum wird fast vollständig von den beiden Atrien ausgefüllt. Bei der Diastole des Ventrikels nimmt die Herzkammer den größten Teil des Pericardlumens ein, wobei dann die Vorhöfe ihrerseits ziemlich kontrahiert sind. — Die Ansatzstellen der Vorhöfe an die Herzkammer sind nicht sichtbar. Sie liegen vielmehr in der Mitte der latero-ventralen Seite des Ventrikels. Die Öffnung zwischen beiden Herzteilen, die durch die Atrioventrikularklappen verschlossen werden kann, ist ein ziemlich enges ovales Loch. Von dieser schmalen Ansatzstelle verbreitern sich die Vorhöfe seitlich und inserieren außen an der ganzen Länge der ventralen Wand des Herzbeutels. Durch eine Reihe feiner Öffnungen, die in der Tiefe liegen, strömt das Blut in die Vorhöfe ein, die es ihrerseits durch die Vorhofsklappen hindurch in den Ventrikel pressen. Dieser pumpt das Blut durch zwei Aorten, die eine für die vordere, die andere für die hintere Körperhälfte bestimmt, in den Anodontenkörper. Die vordere Aorta verläuft dorsal des Darmes und zwar liegt die Übergangsstelle des Ventrikels in die Aorta noch innerhalb des Pericards. Beim Austritt aus dem Herzbeuetl erweitert sich die vordere Aorta zu einer bulbösen Anschwellung, die auf dem Bilde gerade noch zu sehen ist. Die hintere Aorta dagegen liegt ventral vom Darme und im Gegensatz zur vorderen Aorta fällt bei ihr der Austritt aus dem Herzen mit ihrem Austritt aus dem Pericard zusammen. Hierdurch ist auch gleichzeitig gesagt, daß der Ventrikel mit seinem hinteren Ende den äußersten Teil des Herzbeutels erfüllt.

Da die oben beschriebene Präparation die geschilderten Verhältnisse des Herzens und der Nachbarorgane sehr gut zeigt, so wurde sie

auch oft von früheren Autoren ausgeführt und in Bildern, die etwa meiner Textfig. 1 entsprechen würden, in den verschiedensten Arbeiten und Lehrbüchern niedergelegt. So finden sich Abbildungen dieser Art bei GROBBEN (Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten) KÜKENTHAL, HATSCHEK-CORI und in den meisten Lehrbüchern.

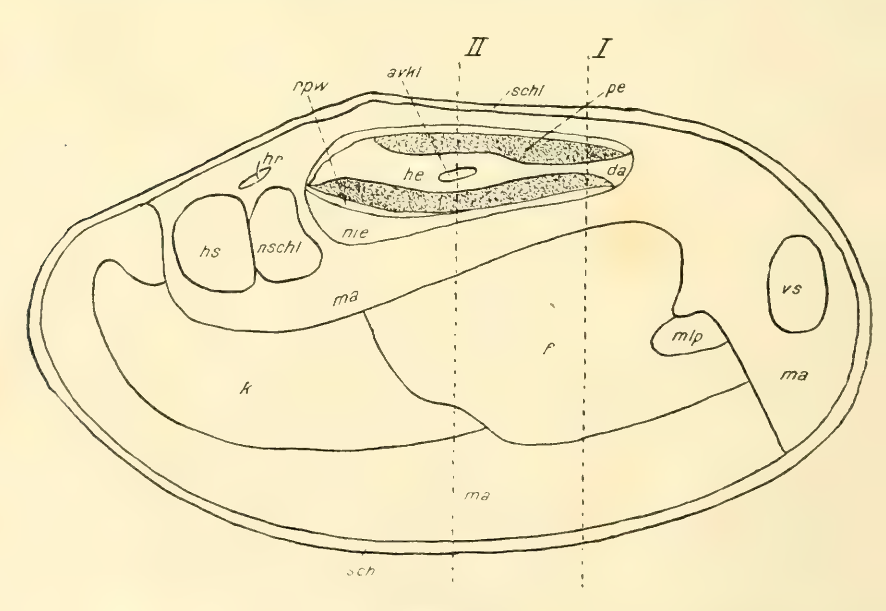
Sie haben fast durchweg denselben Fehler und geben daher die Natur des Objekts in keiner Weise richtig wieder. Zu GROBBENS Abbildungen ist zu ergänzen, daß die Teile etwas in die Breite gezogen sind und daß dadurch die Lage der Schließmuskeln verschoben erscheint. Bei einem solchen Aufsichtsbild sind die hinteren Adduktoren nur zum Teil sichtbar, während die vorderen soweit seitlich sitzen, daß sie von dem oberen Teil des Mantels dem Auge ganz verdeckt bleiben. — Was die Form und die Größenverhältnisse des Herzens und der beiden Vorhöfe anbetrifft, so ist zu berücksichtigen, daß diese je nach dem Stand der Kontraktion zwischen weiten Grenzen schwankt. Bei der Diastole der Kammer nimmt der Ventrikel die ganze Breite des Pericards ein; die Atrien liegen an beiden Seiten von dem stark gedehnten Ventrikel soweit überlagert, daß sie nur noch als schmale Streifen sichtbar sind. Die Systole zeigt natürlich ein wesentlich anderes Bild. Die Herzkammer ist stark zusammengezogen und schmiegt sich eng an den Darm an, während die beiden Vorhöfe nunmehr den Rest des Herzbeutels ausfüllen. (Auf die Kontraktionsphasen komme ich später genauer zu sprechen.) Das Pericard ist demnach, welcher Kontraktionszustand auch vorliegen mag, stets durch Herzkammer und Vorhöfe ausgefüllt. Auf diese nicht allgemein beobachtete Tatsache machen schon WILLEM und MINNE, die das Anodontenherz einer experimentellen Untersuchung unterzogen, aufmerksam, indem sie sagen »durant la pulsation cardiaque, il y a balancement entre les volumes respectifs du ventricul et des oreillettes, de telle manière que ces trois organes remplissent constamment la cavité pericardiaque«. Auch in dem Lehrbuche von RAY-LANKESTER und in der Arbeit von SCHWANECKE findet sich eine Bestätigung dieser Tatsache kurz angegeben.

Niemals finden aber, selbst bei der stärksten Systole, bei den lebenden Muscheln derartig unnatürliche Kontraktionen von Vorhof und Ventrikel statt wie sie die meisten Abbildungen aufweisen. Nach diesen gibt die in zwei hintere Zipfel auslaufende Herzkammer die langgestreckte Form des Darmes deutlich wieder, und die Vorhöfe sitzen seitlich als scharfumrissene dünnwandige Dreiecke mit der Spitze am Ventrikel an. Ein derartiges Bild gibt FERNAU in Textfig. 2, bemerkt aber ausdrücklich, daß das Herz und seine beiden Atrien in stark kontrahiertem



Textfig. 2*a*.

Anodonta cellensis. Nach Konservierung in 10% Formol wurde die rechte Schale, der ventrale Teil der rechten Mantelhälfte und die rechten Kiemen entfernt und ein laterales Fenster in das Pericard eingeschnitten. Herz kontrahiert; Atrien entfernt. $^2/_3$ natürl. Größe. (Aus: W. FERNAU; Z. f. w. Z. Bd. 110. 2. Heft, S. 258. Fig. 1.)



Textfig. 2*b*.

Erläuterungsfigur zu Fig. 2*a*. Das Pericard ist punktiert. I. u. II. Schnittrichtung für die Fig. 3 u. 4; *avkl*, Atrioventrikularklappe; *da*, Darm; *f*, Fuß; *he*, Herzkammer; *hs*, hinterer Schließmuskel; *k*, Kieme; *ma*, Mantel; *mlp*, Mundlappen; *nie*, Niere; *nschl*, Nierenschleife; *pe*, Pericard; *hr*, hinterer Retraktor; *rpw*, Renopericardialwand; *sch*, Schale; *schl*, Schloß; *vs*, vorderer Schließmuskel.

Zustande gezeichnet sind, um den Boden des Pericards zu zeigen. Diese scharf ausgeprägte Form kommt jedoch nur dann zustande, wenn bei der Präparation das Herz verletzt wird und infolge der Blutleere zusammenfällt. Die oben erwähnten Figuren der Autoren geben also nur einen anormalen Zustand wieder.

Trägt auch, wie schon erwähnt mit Ausnahme von WILLEM und MINNE, die eine richtige Abbildung geben, keine der neueren Arbeiten diesem Umstande Rechnung, ist es um so verwunderlicher, daß sich in der alten Arbeit von LANGER in Textfig. 8 eine Zeichnung vorfindet, die dem normalen Zustande entspricht.

Die an Hand der Textfig. 1 gegebene Beschreibung erhält mehr Klarheit, wenn wir sie durch eine Seitenansicht des Anodontenkörpers erweitern. Eine solche gibt uns Textfig. 2, die Herr DR. FERNAU mir in liebenswürdiger Weise aus seiner Arbeit überließ. (Z. f. w. Z., Bd. 110, S. 258, Fig. 1.) Wir sehen das Tier von der rechten Seite geöffnet. Die rechte Schale ist ganz fortgenommen und der rechte Mantel (*ma*) und die Kiemen (*k*) sind soweit entfernt, daß die darunter liegenden Teile, der Fuß (*f*), die Kiemen, die Mundlappen (*mlp*) und der Mantel auf der linken Seite sichtbar sind. Der Herzbeutel (*pe*), dessen Lumen sich schwarz gegen das darin liegende hell erscheinende Herz (*he*) und den Darm (*da*) gut abhebt, ist seitlich seiner ganzen Ausdehnung nach geöffnet. Das Herz ist mit Absicht äußerst stark kontrahiert gezeichnet, um dem Bilde möglichste Klarheit zu geben. Aus gleichem Grunde ist auch der rechte Vorhof abpräpariert. Eine naturgetreue Wiedergabe einer derartigen Seitenansicht geben WILLEM und MINNE in einer Photographie, die alle Einzelheiten vollkommen erkennen läßt. — Der Herzbeutel ist dorsal abgeschlossen durch die Mantelnaht. Die Grenzen nach vorn und hinten waren, wie weiter oben bereits erwähnt, ungefähr durch die Lage der Retraktoren (*hr*) gegeben. Auf der ventralen Seite grenzt das Pericard seiner ganzen Länge nach an die darunter liegende Niere (*nie*). Diese zieht sich, wie FERNAU richtig angibt, in Gestalt eines Keils von den Nierenschleifen (*nschl*) aus, die sich zwischen hinterem Adduktor (*hs*), hinterem Retraktor (*hr*) und dem hinteren Ende des Pericards einschieben, sich immer mehr verjüngend nach vorn. Die Verbindung zwischen Nierenschleife und Nieren ist auf diesem Bilde nicht zu sehen. Als Trennungsfläche zwischen Herzbeutel und Niere haben wir eine Wand, die Renopericardialwand (*rpw*). Diese senkt sich von dem hinteren Ende des Pericards, unmittelbar der Austrittsstelle des Darmes und der vorderen Aorta, der Mitte zu, um sich von diesem Punkte aus schräg nach der Eintrittsstelle des Darmes

in den Herzbeutel wieder zu heben. Lateral dehnt sie sich, wie ich später noch ausführlicher zeigen werde, von der einen Mantelhälfte bis zur anderen aus. Zwischen Mantel und Renopericardialwand schieben sich an der Ansatzstelle die Vorhöfe ein, so daß die trennende Fläche des Pericards und der Niere in die Wandung der Vorhöfe übergeht und durch diese dann erst die Anheftung an den Mantel bewerkstelligt wird. Was die genaueren Lagebeziehungen zwischen Pericard und Niere anbetrifft, so sind diese von Fernau bei der Darstellung der Nierenverhältnisse der Teichmuschel eingehend behandelt. Von besonderem Interesse für die Abgrenzung der beiden Organe ist seine Textfig. 6, auf die ich an dieser Stelle besonders hinweisen möchte.

An Textfig. 2 läßt sich die Lage des Darmes in Pericard und Herz klar erkennen. Er liegt nicht ganz horizontal, wie es allgemein dargestellt wird, sondern ist von vorn unten schräg nach hinten oben gerichtet. In der dem Darmkanal stark anliegenden Herzmuskulatur sehen wir ungefähr in der Mitte die Verbindungsstelle zwischen Vorhof und Ventrikel. Diese durch zwei Lamellen, die Atrioventrikularklappen (*avkl*), leicht verschließbare Öffnung ist in der Zeichnung als dunkler Strich zu erkennen.

In dem zur Erklärung beigegebenen Schema habe ich durch zwei punktierte Linien die Schnittrichtung und Schnitthöhe von später zu besprechenden Querschnitten durch den Pericardialkomplex angedeutet.

II. Darstellung der Lagebeziehung zwischen Herz und Pericard.

Die Organisation und die Lage des Herzens einmal in bezug auf den Darmkanal und zum andern zum Pericard, sowie eine kurze morphologische Darstellung der dem Herzbeutel benachbarten Teile, auf die wir, um einen Fixpunkt zu erhalten, immer zurückgreifen müssen, läßt sich am besten an Querschnitten durch den Pericardialkomplex der Anodonta studieren. Solche Durchschnittsbilder von der Teichmuschel sind mir nur bei Rankin und einigen eingangs bereits erwähnten Arbeiten des hiesigen Instituts bekannt geworden. Die in der Literatur, besonders in den Lehrbüchern und Praktika anzutreffenden Abbildungen sind durchweg nur schematisch und stellen gewöhnlich einen Schnitt durch das ganze Tier dar; infolgedessen sind die von uns zu betrachtenden Teile in Anlehnung an den für sich ziemlich großen Anodontenkörper, wenn sie im richtigen Größenverhältnis gezeichnet sind, viel zu klein, um die in dieser Arbeit ausführlich behandelten Verhältnisse mit Deutlichkeit zeigen zu können. Da je nach der Lage des Schnittes und des

jeweiligen Kontraktionszustandes des Herzens die Bilder wesentlich verschieden sein können, so ist es angebracht, eine ganze Reihe von Querschnitten zu betrachten.

Wie bei der allgemeinen Orientierung schon angeführt wurde, erstreckt sich das Pericard in seinem vordersten Teile bis zu der Stelle, an der der Darmkanal unmittelbar den Eingeweidesack verläßt. Dieser Eintritt des Darmes und sein Verlauf im Pericard- bzw. Herzlumen findet sich bei Gutheil in vier Schemen dargestellt, die ich als solche vollkommen bestätigen kann. Wenn ich auch bei der später zu besprechenden speziellen Morphologie bezüglich der Übergänge der verschiedenen Wandungen des Herzens und des Pericards zu anderen Ergebnissen gelangt bin, so liegt es daran, daß diese Dinge nicht zum eigentlichen Gegenstand seiner Arbeit gehörten und demgemäß auch eine minder eingehende Berücksichtigung bei ihm fanden. In dem Schema A bei Gutheil ist der Enddarm, der unter einer starken Biegung aus dem Eingeweidesack heraustritt, an zwei Stellen schräg getroffen. Er stülpt sich, obwohl er noch vollständig im Eingeweidesack eingebettet ist, mit seinem dorsalen Teile schon in das Pericard vor, das sich an dieser Stelle halbmondförmig darüber lagert. Dorsal des Darmes, im Querschnitt getroffen, verläuft die vordere Aorta, die Gutheil in seinem Schema irrtümlich als Herzlumen bezeichnet. Die Aorta folgt von ihrer Ansatzstelle an das Herz auf der dorsalen Seite der Richtung des Darmes, um an dieser Stelle des Schemas A sich vom Darm zu trennen und oberhalb des vorderen Elevators, wie Schwanecke richtig zeigt, den großen Aortenbogen zur Mitteldarmdrüse (Leber) hin zu bilden. Die weiteren Schemen B bis D geben das sukzessive Vorrücken des Darmes in das Herz- bzw. Pericardlumen.

Einen Querschnitt durch den dorsalen Teil der *Anodonta* in der Höhe des vordersten Teils des Pericardialraumes gibt Schwanecke in Textfig. 27. Obwohl der Darmkanal schon vollkommen in den Herzbeutel eingelagert ist und dieser sich demnach im Gegensatz zu Gutheils Schema auf der ventralen Seite des Darmes vollständig geschlossen hat, zeigt dieser doch noch ein sehr geringes Lumen. Ventral des Pericards dehnt sich die geräumige Vorhöhle des Bojanusschen Organs aus; dieses selbst liegt in zwei Säcke getrennt noch unterhalb der Vorhöhle. Die vordere Aorta ist endgültig ausgebildet und zeigt ein verhältnismäßig kleines Lumen. Erst in den folgenden Schnitten, die dem Herzen sich mehr nähern, verbreitert sie sich stetig, um allmählich in den Ventrikel überzugehen.

Einen etwas weiter zum Herzen hin geführten Schnitt gibt Fernau

in seiner Textfig. 5 wieder. Wir sehen, daß das Lumen der Aorta auf der kurzen Strecke vom Austritt aus dem Pericard bis zu ihrem Ursprung aus dem Herzen recht schnell fortschreiten muß, da hier die Aorta schon bedeutend an Größe zugenommen hat. Da die Schnittfiguren bei Fernau und Schwanecke und die Schemen bei Gutheil vollkommen sich mit meinen Befunden decken, so habe ich, um die Arbeit nicht mit zu viel Bildern zu überlasten, von einer eigenen Reproduktion abgesehen, vielmehr habe ich die von den Abbildungen der Autoren leicht zusammenstellbare Serie durch zwei eigene Bilder noch zur Vervollständigung ergänzt.

Mit der Volumenzunahme der Aorta ist auch gleichzeitig eine Vergrößerung des pericardialen Lumens eingetreten. Nur an der lateralen Wand erscheint eine Einengung durch zwei seitliche Vorsprünge, die von dieser zwischen Nierengang und äußerem Kiemengang in die Pericardialhöhle hineinragen. Diese ventrolaterale Einschnürung des Pericards, auf die ich in anderem Zusammenhange noch zurückkomme, nimmt nach vorn und hinten sehr schnell ab. In Textfig. 27 von Schwanecke finden sie sich schon schwach angedeutet in einer Schnitthöhe, in der das Pericard die normale Form noch hat.

Ventral des Pericards haben sich die Verhältnisse gegen den vorher betrachteten Schnitt geändert. Der Nierengang ist etwas breiter geworden, hat dafür aber an Höhe abgenommen. Zwischen beiden Schläuchen des Bojanusschen Organs schiebt sich der Sinus venosus ein, der im Querschnitt ungefähr dreieckig erscheint. Dieser ist auf meiner gleich zu besprechenden Textfig. 3 gerade an der Spitze des Dreiecks abgeschnitten. Dafür werden wir ihn in Abbildung 4 wiederfinden; dies muß ich hervorheben, weil es sonst leicht den Anschein haben könnte, als träte nach meinen Bildern der Sinosus venosus erst in der Mitte des Herzbeutels an diesen aus der Tiefe heran. — Auf den andern Seiten des Pericards breitet sich die Pericardialdrüse aus, die sich bis weit in die beiden Mantelhälften hinein erstreckt. Dorsal der äußeren Kieme erscheint im Querschnitt der äußere Kiemengang, der nahe an die Pericardwand heranreicht und den wir auch auf allen Bildern wieder antreffen werden.

Gehen wir einen kleinen Schritt weiter in der Richtung nach dem Herzinnern, so kommen wir zu einem Bilde, wie es Textfig. 3 darstellt. Die Schnitthöhe ist in Textfig. 2b durch die punktierte Linie I. angegeben. An dieser Stelle hat der Pericardialraum (*pe*) an Größe gegenüber den bereits betrachteten Schnitten beträchtlich zugenommen, obwohl die Abstände der verschiedenen Schnitte ziemlich minimal sind. Und

zwar hat sich der Herzbeutel auf Kosten des oberen Mantelteiles (*ma*) ausgedehnt. Die Dicke desselben ist sehr zurückgegangen, während die aus der Verwachsung der beiden Mantelhälften sich ergebende Mantelnaht schon typisch ausgebildet ist. — An der ventralen Seite des hier beinahe kreisrund erscheinenden Pericards sehen wir ein neues Lumen auftreten, das sich nach hinten hin erweitert und dessen Wandung nach vorn in die Renopericardialwand übergeht. Es ist dies das Lumen



Textfig. 3.

Querschnitt durch Pericard nebst Nachbarorganen, senkrecht zur Längsachse des Körpers. Die Schnitthöhe entspricht der Linie I in Fig. 2*b*. *akg*, *ikg*, äußerer bzw. innerer Kiemengang; *da*, Darm; *ilak*, innere Lamelle der äußeren Kieme; *ik*, innere Kieme; *nie*, Niere; *nvh*, Nierenvorhöhle; *ma*, Mantel; *pe*, Pericard; *vao*, vordere Aorta; *vh*, Vorhof. 6,5 fach vergrößert.

der beiden Vorhöfe. Diese sind, wie wir sehen, in ihrem vordersten Teile miteinander verwachsen. Auf diesem Schnitte macht sich aber eine gewisse Trennung in einen linken und einen rechten Vorhof bereits bemerkbar durch Auftreten von feinen Muskelfasern, die den verbindenden Schenkel der eigentlichen seitlichen Vorhöfe durchziehen und so eine allmähliche Verbindung der dorsalen und ventralen Wand herbeiführen. Die ausgesprochene Trennung in die beiden typischen Atrien kommt aber erst durch das Hinzutreten der Herzmuskulatur zustande. Da die ventrale Wand der verschmolzenen Vorhöfe zugleich auch die Renopericardialwand ist, so haben wir auf dieser Vorhofstrecke eine

Anheftung an die Pericardialwand in der ganzen Breite des Herzbeutels. Erst mit der zunehmenden Spaltung in zwei getrennte Vorhöfe nimmt die Ansatzfläche von der Mitte nach den Seiten zu ab, um, wie wir oben schon gesehen haben, schließlich nur auf zwei schmale Leisten, die sich an der Berührungsstelle des Mantels mit der Renopericardialwand einschieben, beschränkt zu werden (s. FERNAU Textfig. 8).

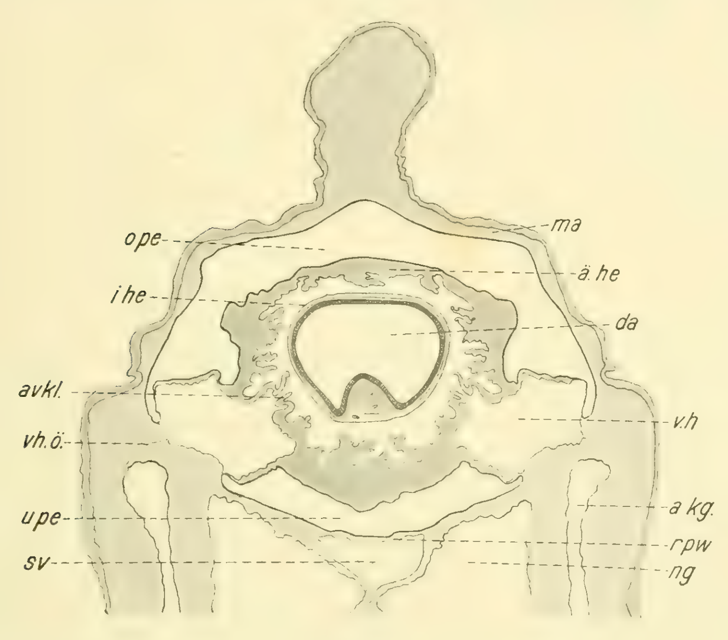
In dieser Schnitthöhe macht sich der Anfang des Überganges der vorderen Aorta (*vao*) in das Herz schon deutlich bemerkbar. Die Aorta hat an Breite noch mehr zugenommen und senkt sich von der Mitte aus rechts und links des Darmkanals halbmondförmig herab. Die Wand der Aorta ist nicht mehr so glatt; sie zeigt gewisse Unregelmäßigkeiten, die mit dem Übergang in den Ventrikel noch zunehmen. Wir können also von einer scharfen Grenze zwischen Ventrikel und Aorta eigentlich nicht sprechen; wir müssen vielmehr einen allmählichen Übergang annehmen.

Ventral vom Pericardialraum sehen wir wieder die Vorhöhle des BOJANUSschen Organs (*nvh*). Dieses selbst, das nur zum Teil im Schnitt getroffen gezeichnet ist, sowie der äußere Kiemengang (*akg*) hat an Ausdehnung sehr viel zugenommen. An der unteren Grenze reicht der Schnitt bis zu den Anheftungsstellen der inneren Kiemenblätter (*ik*). Der zwischen diesen eingeschlossene innere Kiemengang (*ikg*) ist demzufolge nur noch in seinem äußersten Zipfel sichtbar.

. Zur weiteren Beschreibung der morphologischen Verhältnisse des Herzens und des Pericards wollen wir einen Querschnitt durch die Mitte derselben folgen lassen. An dieser Stelle sind die später noch genauer zu untersuchenden Teile Herz, Vorhöfe, Pericard usw. am charakteristischsten ausgebildet. Der in Textfig. 4 gegebene Durchschnitt hat seine Höhe in der punktierten Linie II der Textfig. 2b. Auch in den beiden Nierenarbeiten über *Anodonta* von RANKIN und FERNAU finden sich in den Textfiguren 4 Bilder, die ungefähr meinem Schema entsprechen würden. Erst hier sehen wir den Herzbeutel in seiner größten Ausdehnung. Infolgedessen ist der umgebende Mantel sehr dünnwandig; er läßt das pulsierende Herz an dieser Steelle deutlich durchschimmern. Der schwache Grenzstrich des pericardialen Lumens deutet das einschichtige Pericardialepithel an. — In der Mitte des Schnittes liegt der im Querschnitt getroffene Darmkanal völlig frei. Er ist umschlossen von einem dünnen Häutchen, das sich vom Darm vollständig abhebt. Dieses müssen wir aus Gründen, auf die später genau eingegangen wird, als eine innere Herzwand ansprechen, welche den Darm gegen das Herzlumen abschließt. In der Textfig. 4 von

Rankin findet sich nichts, was diese Wandung darstellen könnte, dagegen gibt Fernau sie deutlich erkennbar an. Da sie sich bei der Kontraktion des Herzens meist dicht dem Darm anschließt, so ist es nicht verwunderlich, daß sie Fernau, sie für Darmmuskulatur haltend, dem Darmkanal eng anliegend gezeichnet hat. —

Die im Schema kompakt gezeichnete, in Wirklichkeit aber reich verästelte Muskulatur des Ventrikels (*ähe*) zeigt eine starke Ausbildung.



Textfig. 4.

Halbschematischer Querschnitt durch Pericard nebst Nachbarorganen senkrecht zur Längsachse des Körpers; die Schnitthöhe entspricht der Linie II in Fig. 2*b*. *avkl*, Atrioventrikularklappen; *ähe*, *ihe*, äußere bzw. innere Herzwand; *akg*, äußerer Kiemengang; *da*, Darm; *ope*, *upe*, oberer, bzw. unterer Pericardialraum; *ma*, Mantel; *rpw*, Renopericardialwand; *ng*, Nierengang; *sv*, Sinus venosus; *vh*, Vorhof; *vhö*, Vorhofsöffnung. 6,5 fach vergrößert.

Außer den Aorten öffnet sich das Herzlumen noch an zwei Stellen. Es sind dies die Verbindungen mit den beiden Atrien (*vh*). Wie oben schon gezeigt wurde, liegen die im Verhältnisse sehr großen Öffnungen auf beiden Seiten fast symmetrisch ventro-lateral am Ventrikel. Die Übergangsstellen sind durch zwei leicht bewegliche Klappen (*avkl*) verschließbar, die an dem Umschlagspunkt der Ventrikelmuskulatur in die der Atrien inserieren. Das Schließen der lippenförmigen Atrioventrikularklappen erfolgt automatisch durch das rückströmende Blut.

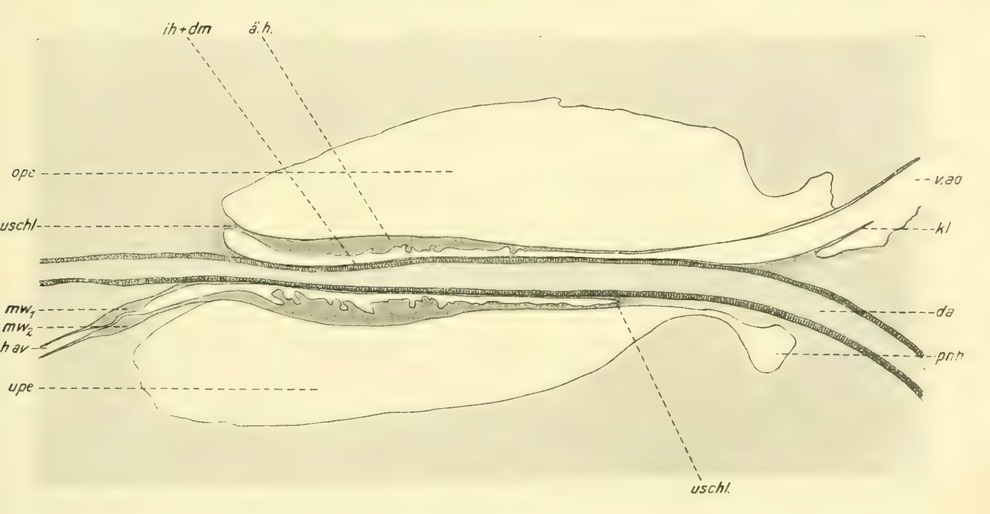
Die Vorhöfe werden von der ventralen Verschmelzungsstelle, die wir in Textfig. 3 gesehen haben, durch das Umfassen des Darmes durch die Herzmuskulatur seitlich auseinander gedrückt. Sie sitzen jetzt den Vorhofsklappen gegenüber mehr lateral an der Pericardwand fest. Damit teilen sie auch den Herzbeutel in zwei Lumen, in ein oberes (*ope*) und ein unteres (*upe*). An der Basis der Vorhöfe sehen wir je eine feine Öffnung (*vhö*), die sich trichterförmig in den Mantel (*ma*) hinein erstreckt. Da diese Öffnungen bei der Zuführung des Blutes in die Atrien eine wichtige Rolle spielen, so soll erst bei der speziellen Morphologie der Vorhöfe darauf eingegangen werden.

Ebenfalls haben sich die Verhältnisse der hier sehr schwachen Renopericardialwand (*rpw*) gegenüber den bereits betrachteten Stellen geändert. In der Mitte liegt, im Querschnitt als Dreieck erscheinend, das große Sammelbecken für das aus dem Körper stammende venöse Blut. Es ist dies der Sinus venosus (*sv*), dessen Verlauf und Beziehungen zu seinen Nachbarorganen in der Arbeit von SCHWANECKE eingehend behandelt sind. Seitlich des Sinus venosus setzen sich die durch diesen getrennten Nierengänge (*ng*) an. Lateral von diesen erscheinen wiederum die äußeren Kiemengänge (*akg*).

Diese Befunde schließen sich eng den Ausführungen von SCHWANECKE und FERNAU an. Sind die Größenverhältnisse und die Ausdehnung der Herzkammer und der Vorhöfe anscheinend etwas abweichend voneinander, so liegt das daran, daß der Kontraktionszustand jeweilig ein anderer war; denn ist der Ventrikel in Systole, so verringert sich das Herzlumen auf ein Minimum und die Muskulatur der Herzkammer erscheint ziemlich kompakt. Gleichzeitig sind die Vorhöfe mehr oder weniger stark dilatiert, sodaß deren Wandungen als ein sehr dünnes Häutchen ein großes Lumen einschließen. Dieser Umstand von der Abhängigkeit der Kontraktion bewog mich, diese Verhältnisse in einem halbschematischen Bilde festzulegen, das einem mittleren Stadium entsprechen würde, in dem sich Vorhof und Herzkammer das Gleichgewicht halten.

Von der Betrachtung von Schnitten durch den hinteren Teil des Pericardialraumes wollen wir Abstand nehmen, da die Verhältnisse im Prinzip denen des vorderen Teiles entsprechen. Das Lumen des Herzbeutels, das in der Gegend der Vorhofsklappen sein Maximum erreicht, nimmt von hier an Weite sehr schnell ab. Dagegen ist zu bemerken, daß der Darmkanal nicht mehr frei darin verläuft, sondern bis zu seinem Austritt aus dem Pericard rings von Herzmuskulatur umgeben ist. Damit ist auch gesagt, was eingangs schon angedeutet wurde, daß bei

der Austrittsstelle des Darmes Herzmuskulatur mit der Pericardwandung eng verknüpft ist. — Dorsal des Darmes ist der Ventrikel blind geschlossen, während er ventral in die hintere Aorta übergeht. Diese nimmt demgemäß im Gegensatz zur vorderen Aorta unterhalb des Darmes ihren Verlauf (vgl. Textfig. 5). Beim Austritt aus dem Pericard entfernt sie sich etwas vom Darm und teilt sich bald wie SCHWANECKE beschreibt, in zwei gleich starke Zweige, die sich zwischen den beiden hinteren Retraktoren hindurch nach der dorsalen Seite der Adduktoren ziehen, um den hinteren



Textfig. 5.

Halbschematischer Sagittalschnitt durch Herz und Pericard. *äh*, äußere Herzwand; *ih* u. *dm*, innere Herzwand und Darmmuskulatur; *da*, Darm; *ope*, *upe*, oberer bzw. unterer Pericardialraum; *uschl*, Umschlagsstelle der äußeren Herzwand in die innere; *pnh*, Pericardnebenhöhle; *hao*, hintere Aorta; mw_1, mw_2, Muskelwülste derselben; *vao*, vordere Aorta; *kl*, deren Klappe. 7,5 fach vergr.

Teil des Körpers durch zahlreiche abzweigende Seitengefäße mit Blut zu versorgen (vgl. Textfig. 18 u. 19 bei SCHWANECKE).

Die morphologischen Verhältnisse des hinteren Abschnittes des Herzbeutels können wir aus dem Schema Textfig. 5 ersehen, das einen Sagittalschnitt durch die Mediane des Herzbeutels darstellt. Das Bild ist bis auf die hintere Aorta, die aus einem der Nachbarschnitte eingezeichnet ist, unschematisiert nach einem Schnitt entworfen. Eine Erläuterung dieses Bildes erübrigt sich, da es in Anlehnung an die betrachteten Querschnitte ohne weiteres verständlich ist. Es bildet daher zu diesen, sowie zu den später noch zu besprechenden Abbildungen der Aortenklappen und der Herzwandungen eine wichtige Ergänzung. Ich werde infolgedessen noch darauf zurückzukommen haben.

III. Spezielle Morphologie und allgemeine Histologie der einzelnen Teile.

1. Die Wandungen des Herzens.

Mit Ausnahme von zwei kurzen Bemerkungen, die weiter unten noch besprochen und gewürdigt werden, haben fast alle Autoren beschrieben, daß das Lamellibranchiatenherz von dem Enddarm frei durchbohrt werde. So schreibt z. B. LOZINSKY: »Die äußere Wand des Enddarmes, der zumeist bei den Lamellibranchiern die Herzkammer durchbohrt, besteht aus einer Muskularis, die vom Herzlumen durch keine anderen Gewebselemente abgegrenzt ist.« Auch für *Anodonta* findet diese Ansicht eine gewisse Bestätigung. In der Arbeit von GUTHEIL beschreibt der Verfasser diese Verhältnisse folgendermaßen: »Der Darmkanal grenzt sich allmählich gegen das Herzlumen durch eine im Gegensatz zu allen andern Darmteilen gut ausgebildete Muskulatur ab und liegt alsdann frei im Herzlumen, wie es in Textfig. 13 in dem Querschnittsbilde durch die betreffende Region zum Ausdruck kommt.«

An dieser allgemein vertretenen Auffassung, nach der das Blut im Ventrikel den Darm frei umspüle, traten bald während meiner Untersuchungen Zweifel zutage. Herr HERBERS, der zur gleichen Zeit im hiesigen Institute die Entwicklungsgeschichte der *Anodonta* einer eingehenden Untersuchung unterzog, teilte mir mit, daß bei der frühen Anlage von Herz und Pericard sich in der Nähe des Enddarmes Zellen befinden, deren Bedeutung er sich zuerst nicht zu erklären vermochte. Da die Darmmuskularis, wie HERBERS anführt, erst recht spät auftritt, während das Herz schon vollkommen funktionsfähig ist, so konnte eine Verwechselung der mit den Anlageelementen des Herzens auftretenden Zellen mit den Darmmuskelelementen unmöglich stattfinden. Es mußten dies also Zellen irgend einer andern Anlage sein. Es lag daher die Vermutung nahe, daß diese später vielleicht eine Trennung zwischen Herzlumen und Darm ausüben können, womit sie also vollkommen die Funktion einer inneren Herzwand zu erfüllen hätten. Aus der vergleichend-anatomischen, sowie morphologischen Literatur ließen sich vorerst keine Anhaltspunkte für eine derartig gewagte, alleinstehende Annahme, bzw. Vermutung finden. Als Herr DR. HERBERS und ich dann meine Schnittserien daraufhin durchsahen, entdeckten wir zu unserer großen Überraschung neben der zu fordernden Muskulatur des Darmes noch eine Muskellage, die wir in Anbetracht der Verhältnisse als eine innere Herzwand ansehen mußten. Nachdem

durch gleich zu besprechende Belege die Existenz einer solchen Wandung des Herzens sichergestellt war und dieses Kapitel der Untersuchung bereits abgeschlossen war, machte ich die Beobachtung, daß die aus rein entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen sich ergebende innere Herzwand keineswegs eine Neuentdeckung darstellte, sondern daß, wie sich im Laufe der Fortführung der Arbeit noch herausgestellt hat, sie eine schon seit langer Zeit bekannte Tatsache war, die aber von fast allen Forschern vollständig übersehen worden war, ein Grund, weshalb mir die diesbezüglichen Stellen in der Literatur so lange verborgen blieben.

In der Arbeit von HERBERS, der die Frage nach dem Vorhandensein einer inneren Wandung des Herzens bei seinen jungen Muscheln diskutiert und auch bejaht, nachdem ich ihm aus meinen Präparaten die Forderungen, die an einen Beweis einer solchen Wand zu stellen sind, einwandfrei erfüllt hatte, sind die damals bekannt gewesenen Stellen der Literatur angegeben, die das Vorhandensein einer Innenwand des Herzens möglich erscheinen lassen. Es ist dies eine Bemerkung von STEMPELL, die dieser bei der Besprechung der Verlagerung des Lamellibranchierherzens von der dorsalen zur ventralen Lage zum Enddarm macht. Nach seiner Hypothese müßte er fordern, daß bei allen Formen mit einem vom Darme durchbohrten Herzen der Darm innerhalb des Herzens mit Herzmuskulatur umkleidet sein müsse. Diese Forderung verneint er aber für die von ihm untersuchte *Leda sulculata*. Dagegen sagt er in einer Fußnote: »Ich weiß sehr wohl, daß bei vielen Muscheln mit durchbohrtem Herzen tatsächlich eine solche Muskelschicht vorhanden ist«. Diese Anmerkung bezieht sich nach seiner Angabe nur auf höher spezialisierte Formen als *Leda sulculata*, die er aber nicht angibt.

Die zweite auch bei HERBERS bereits zitierte Stelle, die auf eine innere Herzwand hinweist, stammt aus einer Arbeit von AHTING über die Entwicklungsgeschichte des BOJANUSschen Organs und des Herzens der Lamellibranchier. AHTING beschreibt, daß sich an dem Darmepithel Mesenchymzellen zu endothelartigen Bildungen gruppieren. Das vollständig ausgebildete Epithel bildet »die innere Wand des Ventrikels«. Außerdem spricht er mehrfach von einer äußeren und inneren Herzwand und beschreibt die letztere als ein durchaus einschichtiges Plattenepithel.

Da, wie oben schon erwähnt wurde, keiner der Autoren auf diese Wandung eingeht, die von weittragender Bedeutung für die Auffassung und phylogenetische Herleitung der zirkumrektalen Lage des Herzens

ist, so blieb es nur einem Zufall überlassen, eventuell noch einzeln dastehende Angaben dieser Art zu finden. Solche haben sich bei dem Studium noch an zwei Stellen ergeben, die beide dem Herzen von *Anodonta* in unzweifelhafter Weise eine innere Herzwand zuschreiben. So erwähnt K. C. SCHNEIDER in seiner Lehrbuche der vgl. Histologie eine innere Wand des Herzens für *Anodonta mutabilis.* Nach ihm bildet das Herz »eine langgestreckte doppelwandige Röhre, welche innerhalb des Pericards liegt, von diesem durch ein Endothel gesondert, und den Enddarm eine Strecke weit umschließt. Die innere Wand der Röhre (Innenwand des Herzens) ist sehr zart, die äußere (Außenwand des Herzens) stark verdickt, von lose angeordneter Muskulatur gebildet. Die eigentümliche Form des Herzens läßt sich phylogenetisch durch Umwachsung des Rektums von der dorsalen Seite her erklären«. Wir haben also hier, abgesehen von den Bemerkungen bei STEMPELL und ATHING, eine deutliche, der bisherigen allgemeinen Auffassung der verschiedensten Forscher widersprechende Beschreibung des Anodontaherzens.

Diese drei Argumente für das Vorhandensein einer inneren Herzwandung, die HERBERS und ich anlehnend an meine Präparate vollkommen bestätigen können, wurden seit ihrem Erscheinen — sie stammen aus den Jahren 1900—1902 — meines Wissens in der Literatur in keiner Weise erwähnt oder gar widerlegt. Dabei ist es nun interessant zu erfahren, daß die behandelte Frage schon einmal, genau 50 Jahre früher, wenn auch in anderm Zusammenhang zur Diskussion stand. Auch in diesem Falle beschränkt sich die Auseinandersetzung dieser Verhältnisse nur auf eine einzige Darstellung, die in der Folgezeit von sämtlichen Autoren übersehen und keines Wortes gewürdigt worden ist. Es handelt sich hierbei um den alten Streit, der zwischen KEBER und MILNE EDWARDS nebst seinen Anhängern ausgefochten wurde, ob den Gefäßen der Mollusken (als solche nahmen sie Arterien, Venen und Haargefäße an) eine Eigenwandung zukomme, oder ob die einzelnen Organe an den betreffenden Stellen direkt vom Blut umspült werden. Den Behauptungen MILNE EDWARDS, nach denen den Lakunen und Gefäßen der Mollusken keine eigene Wand zuzusprechen ist — ihm schwebt dabei eine Gefäßwandung vor, wie sie die höheren Tiere aufweisen —, glaubt KEBER widersprechen zu müssen. Er selbst nimmt als Auskleidung des Gefäßsystems ein Häutchen an, das man wegen seiner äußersten Zartheit und Dünnwandigkeit kaum wahrnehmen kann. Um seine Ansicht nach Möglichkeit zu erhärten, führt er gerade das Herz der Teichmuschel als Beispiel an. In seinen »Beiträgen zur

Anatomie und Physiologie der Weichtiere« verbreitet er sich folgendermaßen über diesen Punkt: »Erstens kann man sich deutlich überzeugen, daß der Mastdarm auf seinem Wege durch das Herz mit einer Einstülpung der innersten Herzhaut überzogen ist und daher nicht direkt vom Blute umspült wird. Bekanntlich hat MILNE EDWARDS gerade den Durchgang des Mastdarmes durch das Herz als einen Beweis für die direkte Bespülung der Organe durch die Blutmasse angeführt, welche aber nach meinen Beobachtungen bei der Teichmuschel nur scheinbar stattfindet«. Diese alte Streitfrage zwischen den beiden Forschern hat sich nun nach der heutigen Kenntnis der Dinge dahin entschieden, daß nach den Ausführungen von WETEKAMP den Gefäßen keine Eigenwandung zuzusprechen ist, daß dagegen das Herz eine gut ausgebildete innere Wandung besitzt, die es gegen den Darmkanal abschließt.

Diese von KEBER und K. C. SCHNEIDER als innere Herzwand der *Anodonta* angesprochene Muskelschicht konnte den Autoren auf die Dauer nicht verborgen bleiben. So erwähnt sie auch GUTHEIL, faßt sie aber als Darmmuskulatur auf. Zwar hat HERBERS diese Verhältnisse schon zum Teil besprochen, jedoch liegt es im Interesse des Ganzen, nochmals genauer auf diese Frage einzugehen.

Über die Ausbildung der Muskulatur des Darmes sagt GUTHEIL allgemein: »Mit Ausnahme eines nur kleinen Darmabschnittes und zwar des frei im Herzlumen liegenden Teiles läßt sich für den gesamten Verlauf des Darmkanales ganz allgemein aussagen, daß sich nirgends eine ganz klare und nach bestimmten Prinzipien verlaufende Anordnung in der Muskulatur beobachten läßt«. Die Muskulatur tritt vielmehr gegen das vorwiegend auftretende Bindegewebe, das den Darmkanal in seiner ganzen Ausdehnung umgibt, sehr zurück. Die typisch starke Ausbildung der Darmmuskularis, die auf der Herzstrecke des Darmes den andern Abschnitten gegenüber besonders hervortritt, erklärt GUTHEIL dadurch, daß hier der Darm nach allen Seiten hin frei liegt und infolgedessen einer festeren Begrenzung durch Muskulatur bedarf.

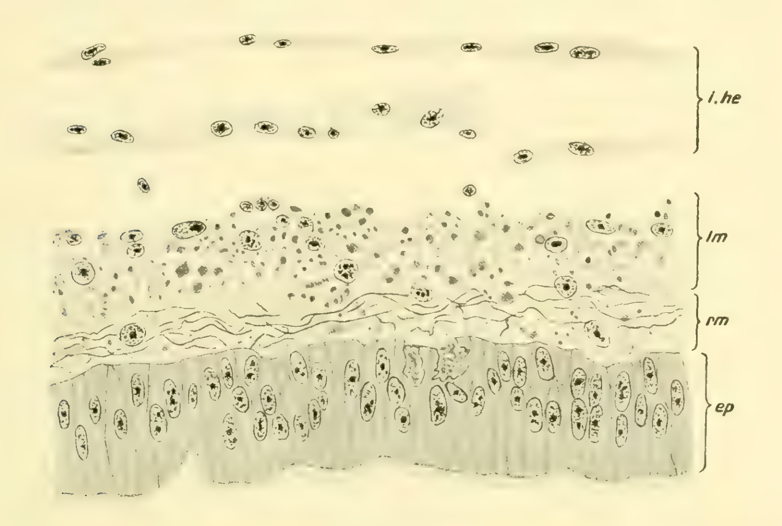
Bezüglich dieses Darmabschnittes hebt er (wie oben schon angeführt) hervor, daß die im allgemeinen recht schwach ausgebildete Darmmuskulatur beim Eintritt des Darms in das Herz bedeutend an Stärke zunimmt. Den Angaben von Vogt und YUNG, daß sich überall am Darm eine äußere Längsmuskulatur von einer inneren Ringmuskulatur unterscheiden lasse, stimmt er im Allgemeinen zu. Dagegen kommt er bei der Anordnung dieser beiden Muskellagen im Herzen zum entgegengesetzten Resultat. Er sagt: »Nach dem Herzen zu lassen

sich dann immer deutlicher zwei Muskellagen unterscheiden, eine innere längsverlaufende und eine äußere ringförmig verlaufende«. Und weiter: »Es ist zu betonen, daß hier eine Ausnahme von der Bemerkung von VOGT und YUNG vorliegt, indem hier die Längsfaserlage innen, die Ringfaserlage außen liegt«. Diese Befunde belegt er mit seiner Textfig. 21. Dem Darmepithel liegen die längsverlaufenden Muskelfasern eng an. Von dieser Muskelschicht ist durch einen Spaltraum die stark ausgebildete Ringmuskellage getrennt. Diese Trennung der beiden Muskellagen, die in seinen Textfiguren 13 und 21 deutlich zu erkennen ist, erklärt GUTHEIL in Ermangelung einer besseren Erklärung für ein Kunstprodukt; trotzdem bemerkt er dazu ausdrücklich, daß »sämtliche Präparate aus dieser Gegend ein Loslösen der beiden Schichten von einander zeigen«.

Hierzu muß ich ergänzend bemerken, daß auch in meinen sämtlichen Präparaten, sowohl Quer-, Sagittal- wie Frontalschnitten, stets ein solcher »Spaltraum« vorhanden ist. Dieselbe Beobachtung ergibt sich auch aus den Schnitten von HERBERS und WETEKAMP (vgl. Textfig. 5). Diesen Spaltraum kann ich aber keineswegs als ein Kunstprodukt ansehen, weil er immer wieder mit derselben Konstanz auftritt, und weil die von GUTHEIL vermißte innere Ringfaserlage der Darmmuskulatur, die er nicht auffinden konnte, doch vorhanden ist. Da die von GUTHEIL als äußere Ringmuskellage des Darmes beschriebene Muskulatur nichts anderes darstellt als die aus den Arbeiten von KEBER und K. C. SCHNEIDER her bekannte innere Herzwand, so ist der Spaltraum zwischen dieser und der Darmmuskularis eben eine selbstverständliche Tatsache.

Die Befunde der bisher vermißten inneren Ringsmuskulatur sind von HERBERS vorweggenommen, der sie in seiner Arbeit S. 151 folgendermaßen beschreibt: »Nun hat sich aber neuerdings feststellen lassen, daß diese Ausnahme (d. h. von der allgemeinen Bemerkung von VOGT und YUNG) in Wirklichkeit nicht vorliegt, da sich, wenn auch fein und zart, so doch selbst auf der Herzdarmstrecke eine innere Ringfaserlage vorfindet. An GUTHEILS Deutung festhaltend, wären damit auf jener Darmstrecke drei Muskelschichten, darunter zwei zirkuläre vorhanden, was sonst auf dem übrigen (Darm) nie mehr vorkommt. Darum dürfte wohl der Schluß gerechtfertigt sein, daß die äußere Ringmuskulatur, welche sich nur im Herzgebiet befindet, nicht dem Darm, sondern dem Herzen selbst zuzurechnen ist«. So dürfte wohl die Richtigkeit der bislang vermißten Innenwandung des Herzens für *Anodonta* zur Genüge bewiesen sein.

Was die Gutheil noch unbekannte innere Ringmuskulatur anbetrifft, so können wir sie sehr einfach feststellen in einem Bilde, wie es Textfig. 6 zeigt. Dieselbe stellt einen kleinen Ausschnitt aus der Darmmuskulatur mit dem darüberliegenden quergetroffenen Darmepithel dar. Die Abbildung würde ungefähr mit der Textfig. 21 von Gutheil zu vergleichen sein. Entsprechend dieser haben wir das von Gutheil beschriebene, typisch ausgebildete Darmepithel (*ep*). Eng an dieses anschließend folgen die beiden Muskelschichten, die nach



Textfig. 6.

Querschnitt durch Darmepithel im Herzlumen mit Darm- und Herzmuskulatur. *ihe*, innere Herzwand; *lm*, längsverlaufende, *rm*, ringförmig verlaufende Darmmuskulatur; *ep*, Darmepithel. 232 fach vergr.

Vogt und Yung sich auch an dieser Stelle in eine innere Ringmuskellage (*rm*) und eine äußere Längsmuskellage (*lm*) trennen läßt. Die an allen Darmteilen schwach ausgebildete Ringmuskulatur ist als feine und zarte Schicht von einzelnen, sich ineinander verflechtenden kleinen Muskelfäserchen deutlich erkennbar. Sie ist in dieser Ausbildung auf allen meinen Präparaten festzustellen. Besonders schön zeigen diese Verhältnisse die mit dem Malloryschen Farbengemisch gefärbten Schnitte. Und zwar heben sich bei Querschnitten die Muskelfäserchen, die inneren im Längsschnitt, die äußeren quer getroffen, scharf rot gegen das die beiden einhüllende und verbindende tief blau gefärbte Bindegewebe ab. — Die innere Ringfaserschicht liegt eng an das Epithel des Darmes angeschlossen; zuweilen treten auch

schon Längsfasern der äußeren Muskelschicht, die wiederum dicht der inneren Schicht anliegt, zwischen die Ringmuskulatur. Auf diese Verhältnisse ist es wohl zurückzuführen, daß Gutheil und seinen Vorgängern die feine Innenmuskellage des Darmkanals verborgen blieb. Die von Gutheil ausführlich beschriebenen Längsmuskelfasern sind bedeutend stärker ausgebildet als die nach innen liegenden Ringmuskelfasern. In Textfig. 6 sind diese als feine Punkte, einzeln oder zu Gruppen vereinigt, gezeichnet. Während die feine Ringmuskelschicht auf einen kleinen schmalen Raum eingeengt ist, besitzt die kräftigere Längsfaserschicht eine viel größere Breite. — Die einzelnen Muskelfasern der beiden Schichten sind in einem festen Bindegewebe, das von Wetekamp beschrieben und in seiner Textfig. 5 abgebildet ist, dicht eingebettet und durch dieses auch eng mit dem Epithel des Darmkanals verbunden. In diesem Bindegewebe finden sich auch die von Gutheil dort bereits beschriebenen Bindegewebs- bzw. Lymphzellen. Das Plasma dieser Zellen hat einen helleren Ton und einen deutlich ausgeprägten meist rundlichen, seltner etwas länglichen Kern. Auch in dem Spaltraum zwischen Darmmuskulatur und innerer Herzwand liegen hier und da vereinzelte Lymphzellen.

Außerhalb dieser beiden Muskellagen liegt die dritte Muskelschicht, die stets vom Darme durch den von Gutheil als Kunstprodukt bezeichneten Spaltraum getrennt ist. Diese von ihm als die Ringmuskulatur des Darmkanals beschriebene Muskellage müssen wir jetzt als die innere Herzwand ansehen, wodurch nunmehr die von Gutheil gestellte Frage, warum diese vermeintliche Darmmuskularis auf der Herzdarmstrecke so stark ausgebildet ist und sich auch von der andern Darmmuskulatur stets deutlich abhebt, von selbst hinfällig wird. — Wie wir in Textfig. 6 sehen und wie aus der ganzen Darstellung schon folgt, ist die innere Herzwand eine Muskelschicht, die sich zirkulär um den Darmkanal herumlegt. Diese hebt sich, wie die Textfig. 4, 5 u. 6, ferner die Textfig. 13 von Gutheil zeigt, in einem gewissen Abstand frei von der Darmwand ab. Zwischen der rings um den Darm in sich geschlossenen inneren Herzwandung und dem Darm bemerkt man nur ab und zu, namentlich in den Teilen unterhalb der Typhlosolis, kleine Überbrückungen des Spaltraumes durch sehr zarte Bindegewebs- bzw. Muskelstränge. Diese nur sehr lose Verbindung der Darmmuskulatur mit der inneren Herzwand ist so gering, daß beide sich durch eine makroskopische Präparation äußerst leicht trennen lassen. Nachdem die an den Austrittsstellen des Darmes aus dem Herzen auftretende

Verknüpfung der Herz- und Darmmuskulatur gelöst war, ließ sich der ganze Darm ohne Schwierigkeit in einzelnen Fasern von der inneren Herzwand, die eine geschlossene Röhre bildete, abziehen. Diese in der Längsrichtung aufgeschnittene Röhre blieb nach Entfernung des Darmkanals als Ganzes stehen und ließ den weiter unten noch zu besprechenden Umschlag der Außenwand in die Innenwand des Herzens einwandfrei erkennen.

Was die Stärke der Muskulatur der Herzinnenwand anbetrifft, so ist zu sagen, daß sie der Darmmuskulatur gegenüber recht stark auftritt. Ziehen wir jedoch die Muskulatur der Außenwand des Ventrikels zum Vergleich heran, so ist jene nur verschwindend schwach zu nennen. Treten bei der äußeren Wand unzählige Muskelfasern zu Bündeln zahlreich zusammen, so weist die innere Wand nur zwei bis drei Einzelfasern auf, die die ganze Dicke der Wand ausmachen. Diese sind im Gegensatz zu jenen der äußeren Wand als sehr kurz zu bezeichnen; sie haben dabei relativ viel Kerne von meist rundlicher bis ovaler Gestalt. Zwischen den spärlichen Muskelelementen der Innenwand tritt ein dichtes Geflecht von festem Bindegewebe auf, das an mit MALLORYS Gemisch gefärbten Längsschnitten deutlicher zu erkennen ist. Im Querschnittsbild Textfig. 6 ist nicht viel davon zu sehen. Bei der starken Vergrößerung erscheinen gerade an der gezeichneten Stelle die einzelnen Fäserchen weit auseinander gezogen; infolgedessen tritt das Bindegewebe ganz zurück. In der Regel jedoch bilden die zwei bis drei Muskelfäserchen, die in Textfig. 6 deutlich von einander abgehoben sind, durch das Bindegewebe miteinander verbunden einen einheitlichen, meist gestreckt erscheinenden Strang. Nur selten erreicht die innere Herzwand eine größere Dicke. So zeigt Textfig. 21 bei GUTHEIL eine starke Ausbildung dieser Muskellage, die aber nicht als typisch anzusprechen ist. — Die nicht sehr starke Ausbildung der Innenwand gegenüber der Außenwandung ist leicht verständlich; fällt doch nur der äußeren Wandung die Aufgabe zu, durch starke Kontraktion das Blut in die Gefäße zu treiben. Die innere Wand dagegen nimmt an dieser Arbeit nicht teil; sie dient vielmehr nur als trennende Schicht zwischen Herzlumen und Darm und kann daher schon mit relativ wenig Muskulatur — die des Darmes trägt auch noch zu der Versteifung bei — den an und für sich geringen Blutdruck aushalten.

Mit der Feststellung der inneren Herzwand werden nun auch die Verhältnisse beim Ein- bwz. Austritt des Darmes andere sein, als sie GUTHEIL infolge der Verkennung der Herzinnenwand dargestellt hat. Bezüglich dieser Verhältnisse sagt GUTHEIL, der nur mit wenigen Worten

auf diese Frage eingeht, beim Eintritt der Aorta bzw. des Darmes: »Nach innen zu unter dem Darmepithel finden sich besonders auf der konkaven Seite stärkere ringförmige Muskelzüge, die zunächst . . . gegen das Lumen der vorderen Aorta hin stark hervortreten. Sie greifen hier noch nicht ganz um den Darm herum. Unmittelbar unter dem Epithel treten ferner schwache punkt- oder punktgruppenförmige Querschnitte auf, die die Anfänge der später im Herzlumen deutlicher hervortretenden Längsmuskulatur bilden«. Weiter sagt er: »Die von der dorsalen Seite ausgehenden ringförmig verlaufenden Muskelzüge treten in stärkerer Ausbildung auf und greifen schließlich ganz um den Darmkanal herum«. Dagegen erklärt er den Austritt des Darmes aus dem Herzen mit den Worten: »Hier erfolgt nunmehr dorsal eine Vereinigung mit den Ausläufern der Herzmuskulatur. Dadurch tritt allmählich nunmehr von der dorsalen Seite nach der ventralen fortschreitend die vorhin deutliche Anordnung der Muskulatur wieder zurück«. Wie Herbers, der in seiner Arbeit auch nur kurz auf diese Verhältnisse eingegangen ist, richtig bemerkt, hat Gutheil keinen Versuch gemacht, diese eigenartigen Verhältnisse morphologisch zu deuten, was ihn sicher auf den falschen Befund hätte aufmerksam machen können. Er begnügt sich vielmehr mit der Bemerkung, daß die Entscheidung der Frage »inwieweit beim Eintritt wie auch beim Austritt aus dem Herzen die Herzmuskulatur an der Bildung der Darmmuskulatur beteiligt ist«, nur auf Grund embryologischer Stadien getroffen werden könne und daß beim ausgewachsenen Tiere eine Sonderung der beiden Muskelpartien — also Herz- und Darmmuskulatur — ziemlich ausgeschlossen sein dürfte.

In diesen Punkten muß ich Gutheil entschieden widersprechen; denn der Verlauf der gegenüber der schwachen Darmmuskularis gut ausgebildeten Muskulatur der inneren Herzwand läßt sich sehr gut verfolgen, wie es weiter unten auf den Fig. 7, 16, 17 einwandfrei zu erkennen ist. Für Gutheil lag die Schwierigkeit, eine klare Unterscheidung der Darm- und Herzmuskulatur an diesen Stellen zu bekommen, eben darin, daß es ganz unmöglich ist, die von ihm fälschlicherweise als Darmmuskulatur aufgefaßte innere Herzwand von der äußeren zu trennen. Diese beiden gehen, indem sie sich in den Zipfeln der Herzkammer umschlagen, vielmehr stetig ineinander über.

Um eine möglichst gute Klärung dieser Übergänge zu erhalten, empfiehlt es sich, vom Herzen ausgehend, zu untersuchen, wie sich die Herzmuskulatur der inneren und äußeren Wand in ihren Übergangspunkten an die Darmmuskulatur anheftet. Am besten eignen sich zu dieser Feststellung die Sagittalschnitte. Einen solchen haben wir in Textfig. 5

bereits kennen gelernt. In der Mitte sehen wir den das kontrahierte Herz durchsetzenden Darm. Bei der schwachen Vergrößerung erscheinen Darm- und Herzmuskulatur zu einer Schicht verschmolzen. Im vorderen Teile des Pericards zieht sich die äußere Herzwand in die dorsale Wandung der vorderen Aorta aus. Die ventrale Wand wird von der Fortsetzung der dem Darm eng anliegenden inneren Herzwand gebildet. Ventral und lateral des Darmes ist an dieser Stelle der Ventrikel blind geschlossen, und es findet daher ein direkter Umschlag der inneren in die äußere Wand der Herzkammer statt. Im hinteren Ende des Pericards liegen die Verhältnisse entsprechend. Ventral des Darmes ver-



Textfig. 7.

Umschlagsstelle (*uschl.*) aus dem oberen Pericardialraum der Fig. 5 stärker vergrößert. *ähe*, *ihe*, äußere bzw. innere Herzwand; *he*, Herzlumen; *dm*, Darmmuskulatur; *da*, schräggeschnittenes Darmepithel. 80fach vergr.

längern sich die innere und äußere Herzwand in die dorsale bzw. ventrale Wand der hinteren Aorta, während entsprechend dem vorderen Teil des Herzens lateral und dorsal des Darmes wieder ein Umschlag der Herzmuskulatur zu konstatieren ist. Auf die Einzelheiten der Übergänge des Ventrikels in die Aorten wird in dem Abschnitt über die Aortenklappen ausführlicher eingegangen werden, wo auch in den Textfig. 16 u. 17 die dem Schema der Textfig. 5 entnommenen Ansatzstellen der Aorten nebst deren Klappen bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben sind.

Den Umschlag der inneren Herzwand in die äußere in dem hinteren Zipfel des Herzens, der dorsal des Darmes gelegen ist, sehen wir auf einem Schnittbild in Textfig. 7 dargestellt. Infolge des nicht ganz

senkrecht und median geführten Schnittes erscheint die auf der Herzstrecke dem Darm (*da*) eng anliegende Muskulatur (*dm*) von dem angeschnittenen Darmepithel etwas abgehoben. Infolgedessen liegt auch die innere Herzwand (*ihe*), deren Fasern im Querschnitt als Punkte erkennbar sind, direkt der Darmmuskularis (*dm*) auf. Die kräftig ausgebildete Muskulatur der äußeren Herzwand (*ähe*) nimmt gegen das blind geschlossene Ende des Ventrikels sehr schnell ab. Dies Verhalten ist ja auch leicht verständlich; denn diese Teile wirken bei der Hauptkontraktion gar nicht mit, da die Herzkammer bei der Diastole, wie wir noch genauer sehen werden, mehr an Breite zunimmt, dagegen ihre Längsausdehnung ziemlich konstant beibehält. Der Umschlag erfolgt in diesem Teile des Ventrikels nur in einigen wenigen Fasern nach innen. Die Ausläufer der Muskulatur der Herzaußenwand erstrecken sich fast bis zu der Stelle (×), wo die innere Wand des Herzens sich von der Darmmuskularis weiter entfernt. Hier ungefähr findet die Verknüpfung der beiden Wandungen statt. Von einem Übergangspunkt kann man eigentlich gar nicht reden. Der Umschlag erfolgt vielmehr ganz allmählich, indem die zirkulär um dem Darm verlaufende Ringfaserlage der inneren Herzwand nicht mehr streng in dieser Richtung beharrt. Die einzelnen Muskelfasern gehen von dem Ringverlauf allmählich in den Längsverlauf über und strecken sich den an der Umschlagsstelle nur längsverlaufenden Fasern der äußeren Herzwand entgegen. Ergänzend will ich noch erwähnen, daß dieser Umschlag und auch die Aortenübergänge von Herbers in ganz entsprechender Weise auch bei jungen Tieren von *Anodonta* und *Unio* festgestellt und kurz beschrieben sind. Die in seinen Textfig. 94 und 95 gegebenen Bilder decken sich vollkommen mit meinen Befunden am ausgewachsenen Tier.

2. Die Herzkammer.

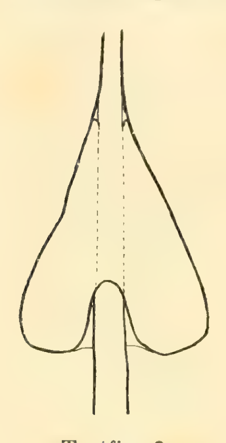
Zu der allgemeinen Lagebeschreibung, die das Herz schon weiter oben erfahren hat, ist nur noch wenig nachzutragen. Auch ist die diesbezügliche Literatur oben bereits angegeben und besprochen worden. Neben den dort zitierten Arbeiten von Langer, Keber, von Hessling, C. K. Schneider und Lozinsky sind hier noch einige Autoren zu nennen, die gelegentlich anderer Untersuchungen mehr oder weniger kurze Angaben über die eigentliche Morphologie des Herzens machen. So gibt Milne Edwards in dem Kapitel »De la circulation du sang chez les Mollusques acéphales« eine kurze allgemeine Schilderung vom Lamellibranchierherzen. In der schon öfters erwähnten Arbeit von Rankin findet sich, allerdings ohne Beschreibung, das Bild eines Längsschnittes

durch das Anodontenherz. Kurze Abrisse über die Beschreibung des Herzens der Teichmuschel finden sich außer in den bekannten Lehrbüchern noch in den Arbeiten von YUNG, der die Innervation des Lamellibranchierherzens untersuchte, und MÉNÉGAUX, der eine Darstellung der Blutzirkulation bei den marinen Lamellibranchiern gibt. Etwas ausführlicher dagegen sind die Angaben, die wir in GROBBENS Untersuchung »Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten« finden. Sie beziehen sich aber weniger auf die Herzkammer als vielmehr auf die Beziehungen, die zwischen Pericardialdrüse einerseits und Vorhöfen bzw. Pericard andererseits bestehen. Die einzig brauchbaren Abbildungen über den zu betrachtenden Gegenstand finden sich in der schon mehrfach erwähnten experimentellen Arbeit über das Herz der *Anodonta* von WILLEM und MINNE.

Auf diese und die andern Arbeiten werde ich zum Teil erst bei Behandlung der einzelnen Abschnitte eingehen. Im allgemeinen geben die Autoren fast durchweg dieselbe Beschreibung des Herzens der *Anodonta* bzw. der andern Lamellibranchier. Sie ist ungefähr wie folgt: Öffnet man den Ventrikel, so erkennt man, daß die ihn bildende Herzmuskulatur aus Muskelbündeln besteht, die sich nach allen Seiten und Richtungen hin durchkreuzen. Dieses lockere Gewebe von Muskelbündeln soll sich bei der Systole des Herzens soweit zusammenziehen, daß das Lumen der Herzkammer an manchen Stellen vollständig verschwindet. Dagegen ist bei der Diastole des Ventrikels ein Auseinanderweichen der einzelnen Bündel zu beobachten, sodaß das Lumen sehr groß, die Wand sehr dünn erscheint. Etwas eingehender sind diese Verhältnisse von SCHWANECKE behandelt. Er gibt nicht nur eine genaue Größen- und Lagebeschreibung der Herzkammer, sondern geht auch in kurzen Zügen auf die Verteilung der Muskulatur ein.

Bevor ich nun selbst auf den Bau der Herzkammer näher eingehe, muß ich noch einiges vorausschicken. Wir haben zu Beginn der Arbeit kennen gelernt, daß ein Umschließen des Darmes seitens des Herzens nicht bei allen Lamellibranchiaten zu beobachten ist. Die Lage des Ventrikels konnte sowohl dorsal wie ventral des Darmkanals sein. Diese sich somit ergebenden drei Herztypen suchte man in eine gewisse Beziehung zueinander zu setzen und auf einen Typus zurückzuführen, von dem die beiden anderen durch vorhandene Zwischenformen leicht abzuleiten sind. Bezüglich dieser phylogenetischen Herleitung trennten sich die Forscher in zwei Lager. Die einen sahen die zirkumrektale Lage als ursprünglich an (STEMPELL, GROBBEN, LANG); die anderen dagegen gehen von einem dorsal des Darmes gelegenen Herzen aus.

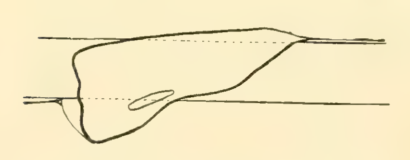
Ménégaux, Pelseneer und Milne Edwards, Thiele). Bleibe es hier dahingestellt, welche der beiden Ansichten die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat, so kommt man doch unabhängig davon zu der weiteren Frage, ob das Herz ursprünglich auf eine paarige Anlage zurückgeht, oder ob nur ein Ventrikel die Urform darstellt. Die Entscheidung über die phylogenetische Herleitung der verschiedenen Herztypen wird durch die auftauchende Frage der Duplizität des Herzens nur noch erschwert. Haben wir doch unter den Lamellibranchiern auch Formen, die ein paariges Herz aufweisen.



Textfig. 8.
Schema zur Veranschaulichung der Lage zwischen Herz und Darm von der dorsalen Seite gesehen.

Untersuchen wir nun genauer, welcher Typus für das Anodontenherz in Betracht kommt, so müssen wir sagen, daß nach seinem anatomischen Bau ihm eine zirkumrektale Lage zuzusprechen ist, und daß ein Übergang zu der Zweikammerigkeit im hintern Abschnitt des Ventrikels nicht zu verkennen ist.

Der äußere Bau des Herzens war weiter oben an Hand der Textfig. 1 kurz skizziert. Der stark kontrahierte Ventrikel hatte ungefähr eine birnen- oder keilförmige Gestalt; die Spitze des Keils läuft in die vordere Aorta aus, während die breite Basis durch zwei seitliche herabhängende Blindsäcke des hinteren Ventrikelteiles gebildet wird. Die Gestalt des Herzens ist deutlicher erkennbar, wenn wir einen etwas mehr dilatierten Ventrikel betrachten. An einem solchen läßt sich auch leichter die genaue Lage zum Darm feststellen. In Textfig 8 sehen wir die Herzkammer von der dorsalen Seite und in Textfig. 9 dieselbe in Seitenansicht mit dem ihn durchsetzenden Darmkanal schematisch dargestellt. In dem abgebildeten Kontraktionszustand erscheinen die beiden Hälften rechts und links des Ventrikels fast symmetrisch. Die mehrfach erwähnten Zipfel, in die das Herz sich nach hinten ausbuchtet, treten deutlich hervor. Nach vorn hin erstreckt sich die Kammer bis zu der kleinen Einbuchtung, die dieselbe beim Übergang in die Aorta erleidet. Daß dieser Punkt das vordere Ende des Ventrikels angibt, erhellt auch aus



Textfig. 9.
Schema zur Veranschaulichung der Lage zwischen Herz und Darm von der Seite gesehen.

der Tatsache, daß gerade bis zu dieser Stelle sich die Kontraktionen der Herzmuskulatur ausdehnen. Der Darm ist an dieser Stelle nicht sichtbar, da er ventral des vorderen Herzteiles und der Aorta austritt. Ist also das Herz in seinem vorderen Abschnitt vollständig dorsal des Darmes gelagert, so sinkt es nach der Mitte zu immer mehr zu beiden Seiten des Darmkanales herab, um erst dann vollkommen den Darm in sich einzuschließen. Betrachten wir nunmehr den hinteren Teil des Herzens, so sehen wir deutlich, daß etwa ein Drittel der Herzlänge wiederum vom Darm unabhängig liegt. Es spaltet sich die Herzkammer in dem letzten Drittel in zwei seitlich des Darmes liegende Blindsäcke, die nur im dorsalen Teile vollständig getrennt, auf der ventralen Seite dagegen noch verschmolzen sind. Wie vorn, so verjüngt sich das Herz auch hier immer mehr und geht ganz kontinuierlich in die hintere Aorta über, die im Gegensatz zur vorderen ventral des Darmes gelagert ist. Das Herz wird also nicht der ganzen Länge nach vom Darm durchbohrt, wie es ganz allgemein in den meisten Lehrbüchern dargestellt wird; vielmehr können wir ein langsames Herabsinken des Herzens von der dorsalen Seite des Darmes nach der ventralen beobachten. Wie wir gesehen haben, liegt der vordere Teil des Ventrikels noch ganz dorsal des Darmkanals, der hintere schon voll und ganz ventral desselben. Wenn wir also von einer Durchbohrung des Herzens seitens des Darmes sprechen wollen, so dürfen wir nur sagen, daß der Darm das Herz in schräger Richtung von vorn unten nach hinten oben durchsetzt, und daß es nur mit seinem mittleren Abschnitt den Darm gänzlich umschließt. Dieselben Befunde lassen sich auch an den Quer- und Längsschnitten entsprechend erkennen, wie aus den Textfig. 3 und 5 zum Teil ersichtlich ist. Wenn diese Abbildungen die Verhältnisse nicht so extrem wiedergeben, wie es nach der Beschreibung eigentlich zu fordern wäre, so liegt das daran, daß durch die verschiedenen Kontraktionszustände — auf die unten genauer eingegangen werden soll — die Herzmuskulatur an den nicht blind geschlossenen Teilen des Ventrikels dorsal und ventral des Darmes sich zwischen weiten Grenzen bewegen kann.

Die geschilderte Lagerung des Herzens zum Darm ist auch in den Abbildungen richtig dargestellt, die Willem und Minne von dem gesamten Herzkomplex in der Textfig. 1 und den beiden schönen Photographien auf Tafel II ihrer Arbeit geben. Auf die genaueren morphologischen Verhältnisse gehen sie jedoch nicht ein, da bei der Arbeit, die nur rein experimentelle Zwecke verfolgt, die Anatomie des Herzens eben eine untergeordnete Rolle spielt.

Wir sehen also infolge des Darmdurchtrittes in dem rein äußern Bau des Ventrikels bis auf seinen mittlern Teil eine Spaltung in zwei Kammern in gewisser Weise angedeutet. Umsomehr kann man von einer Zweikammerigkeit in physiologischer Beziehung sprechen, wenn man die einzelnen Phasen der Kontraktion des Ventrikels heranzieht. Betrachten wir ein pulsierendes Herz von der dorsalen Seite, so findet in der Mediane, die also dorsal des Darmes liegt, keine Kontraktion oder Dilatation statt. Der mittlere Streifen der Herzkammer liegt demnach vollständig ruhig, ohne daß ein Heben oder Senken über dem Darmkanal zu bemerken ist. Wie wir später sehen werden, pulsieren die beiden Ventrikelteile (rechts und links vom Darm gelegen), vollständig unabhängig voneinander, als wenn sie auch nach ihrer Anatomie eine Scheidung in zwei getrennte Herzkammern aufzuweisen hätten. Die Kontraktionsphasen sind ungefähr so gegen einander verschoben, daß der eine Kammerteil in die Diastole übergeht, während der andere in den Zustand der Systole übertritt.

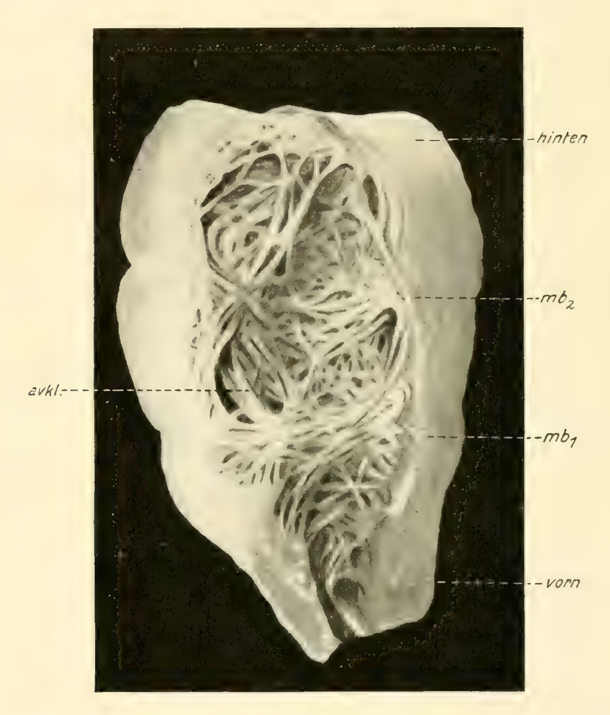
Entsprechend dieser charakteristischen Lage der Herzkammer zum Darmkanal läßt sich auch eine ganz bestimmte Anordnung und Verteilung der Muskulatur des Ventrikels feststellen. Wenn man von den fast durchweg unbestimmten und gleichlautenden Bemerkungen absieht, nach denen die Herzkammer aus Muskelfasern besteht, die zu Bündeln vereinigt sich nach allen Richtungen durchkreuzen, so gibt es meines Wissens nur eine Stelle in der Literatur, die in etwas eingehenderer Weise auf diese Frage Bezug nimmt, die aber dennoch keine ausreichende Antwort über die betreffenden Verhältnisse zu geben vermag. Es ist die kurze Skizze, die SCHWANECKE vom Anodontenherz in seiner Arbeit gibt. Er unterscheidet in der Anordnung der Muskulatur zwei große Systeme, und zwar ein sich von vorn nach hinten und ein sich von rechts nach links erstreckendes. Zwischen beiden Muskelsystemen, die sich besonders markant herausheben sollen, spannen sich auch diagonal gerichtete Bündel aus, die alle möglichen Übergänge zu den beiden Hauptrichtungen geben. Nur an den Austrittsstellen des Darmes sind die Muskelbündel fest verankert. Diese breiten sich vor dem Ostiumatrioventrikulare fächerförmig aus. Soweit die Darstellung von SCHWANECKE, die in gewissem Grade richtig die Verhältnisse wiedergibt. Da er sich aber mit dem Verlauf der von ihm angegebenen Bündel, die er als längs, quer und auch diagonal verlaufend bezeichnet, nicht weiter befaßt, so kommt er doch im Prinzip nicht über die schon bekannten kurzen Bemerkungen der älteren Autoren hinaus. Doch es muß zu seiner Darstellung

anerkennend hervorgehoben werden, daß er einen nach ganz bestimmten Prinzipien angeordneten Verlauf der Muskulatur vorausgesehen hat. Daß er diesen Gedanken nicht deutlich ausspricht und wieder hinter die bekannte Darstellung zurückstellt, ist dem Umstande zuzuschreiben, daß diese Betrachtungen gar nicht in den Bereich seiner Untersuchung gehörten und er sich demgemäß nicht eingehender damit befassen konnte.

Um nun Klarheit über die Anordnung der Muskelfasern zu bekommen, möchte ich deren Verlauf nicht direkt, sondern nur die durch ihn bedingte Gestalt des Ventrikels näher betrachten. Wie wir später an Hand von Schnitten erkennen werden und wie es auch in der Literatur mehrfach beschrieben ist, können wir bei der äußeren Herzwand drei verschiedene Schichten unterscheiden. Die erste bildet das einschichtige Pericardialepithel, durch das der Ventrikel gegen die Herzbeutelhöhle abgeschlossen ist. Unter diesem breitet sich die zweite als deutliche bindegewebige Grenzschicht aus. Diese heftet die dritte Schicht, die aus vielen feinen Muskelfasern besteht, die mehr oder weniger untereinander durch Bindegewebe verkittet sind, fest an das Pericardialepithel an. Es bildet sich auf diese Weise eine ziemlich feste Wand, die bei der Dehnung in der Diastole des Herzens nur an Dicke, nicht aber an Festigkeit verliert. Diese die eigentliche Wand der Kammer bildenden Muskelfasern durchkreuzen sich nach allen Richtungen. Wenn man bei ihnen von einer bestimmten Anordnung sprechen will, so kann man höchstens sagen, daß sehr viele parallel dem Epithel des Pericards verlaufen. Aus diesem dichten Geflecht von feinen Fasern, die durch reichliches Bindegewebe verbunden sind, heben sich nach dem Innern des Herzens zu größere Muskelbalken heraus, die fast nur an ihren Enden inserieren, im übrigen nur von einem bindegewebigen Perimysium umgeben, das Herzlumen frei durchziehen; sie verleihen durch ihren konstanten Verlauf dem Ventrikel eine gewisse Einteilung. Diese können wir in den Textfig. 10 und 11 in typisch ausgeprägter Weise deutlich erkennen. Die Textfig. 10 gibt eine Photographie der Herzkammer einer ausgewachsenen *Anodonta* in etwas mehr als dreifacher Vergrößerung. Der dorsale Teil der Herzwand sowie der Darm ist fortgenommen. Der von unten vorn nach hinten oben schräg verlaufende Darm ist entfernt, um einen Einblick in das Herzinnere zu gestatten. In dem spitz zulaufenden vorderen Teile sehen wir, wie sich die Herzwand zu einer kurzen Röhre verengt, durch die der Darm in das Ventrikellumen eintritt. Der dorsale Teil der Röhre, der den Übergang in die Aorta bildet und bedeutend länger

ist als der kurze ventrale, ist gleichzeitig mit dem Darm abgeschnitten worden. Die Austrittsstelle des Darmkanals liegt, wie wir bereits wissen, mehr an der dorsalen Seite der Wand und ist ebenfalls mit dieser abgetragen worden.

Außen sehen wir die starke Ausbildung der Ventrikelwand, nach innen zu an dem Boden der Kammer das dichte Geflecht vieler Muskel-



Textfig. 10.

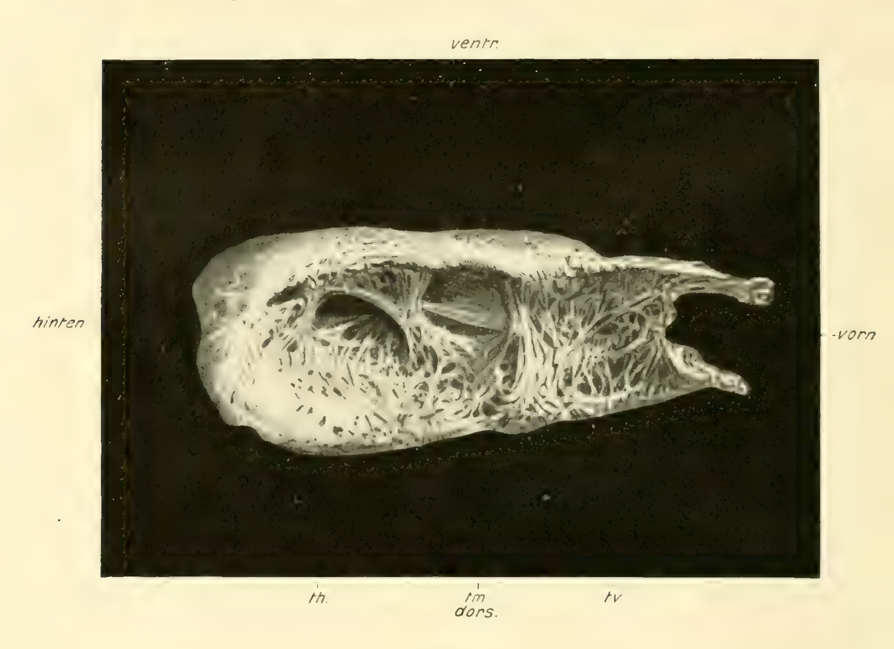
In 10% Formollösung aufbewahrte Herzkammer. Dieselbe dorsal geöffnet. Darm entfernt. zeigt die Verteilung der Muskulatur mb_1, mb_2 erste bzw. zweite Muskelbrücke; *avkl.* Atrioventrikularklappen. 4fach vergr.

balken. Das ziemlich gleichmäßige Durchkreuzen der Muskulatur, das sich namentlich im Grunde der mittleren Partie gut erkennen läßt, verstärkt sich an einzelnen Stellen, indem sich gewisse Muskelzüge markant herausheben. So ist das vordere Drittel durch einen dicken Wulst von meist von rechts nach links sich erstreckenden Muskelbündeln (mb_1) von dem übrigen Lumen der Herzkammer abgeschnürt. Die einzelnen Bündel sind an den Seitenwänden fest verklebt und breiten sich an diesen fächerförmig aus, wodurch sie nicht nur eine breitere Ansatzfläche erhalten, sondern auch nach rein mechanischen und archi-

tektonischen Gründen eine bedeutend größere Druck- und Zugfestigkeit erreichen. Besonders auf der linken Seite etwas oberhalb der röhrenförmigen Eintrittsstelle des Darmes ist zu bemerken, wie sich eine Reihe von Muskelbalken in einem Bogen aus der Wand heraushebt, um sich nach der andern Seite in einem entsprechenden Bogen wieder der Wand zu nähern. Gerade dieser Verlauf der wenigen Balken erinnert lebhaft an die Architektur einer eisernen Brücke, die einen Fluß in einem Bogen überspannt. Auch auf der andern Seite dieser starken Muskelbrücke, nach der Mitte des Herzens hin gerichtet, läßt sich ein derartiger Verlauf der Muskelfasern konstatieren. Daß dieser bei allen untersuchten Herzen mit derselben Konstanz auftretende Muskelzug infolge seines aus mechanischen Gesetzen herzuleitenden Aufbaues eine wichtige Festigkeit des Ventrikels und damit eine bestimmte unverrückbare Gestalt desselben bedingt, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden. Die auf diese Weise an der Wand und der Muskelbrücke gebildete Höhle im vorderen Herzabschnitt läßt sich auch entsprechend in dem Längsschnitt Textfig. 11 feststellen. Zur Orientierung dieses Bildes muß ich bemerken, daß es um 180° gedreht ist, daß also der Boden des Ventrikels, oben liegt, wodurch sich eine bessere Plastik des Bildes erreichen ließ. Wir sehen auch hier die mächtige Ausbildung der festen Verbindung zwischen den beiden Wänden des Herzens. Haben wir in Textfig. 10 eine Richtung des Muskelzuges von links nach rechts kennen gelernt, so sehen wir in Textfig. 11, daß dieser an seinem Grunde, d. h. mit dem Boden der Herzkammer sich ebenfalls durch stark ausgeprägte, sich fächerförmig verbreiternde Muskelbündel fest verankert.

Diesem vorderen Ventrikelabschnitt (*tv*) folgt im zweiten Drittel der Herzkammer wieder ein durch einen Muskelriegel abgegrenzter Teil. In diesem mittleren Teil (*tm*), der also zwischen dem schon betrachteten und dem gleich zu besprechenden Muskelstrang liegt, ist die Muskulatur am mächtigsten ausgeprägt. Diese Tatsache läßt sich leicht erklären, wenn wir uns nochmals die genaue Lage zwischen Herz und Darm in Erinnerung rufen. Wir hatten festgestellt, daß der Darm den Ventrikel schräg durchsetzt. Der vordere und der hintere Abschnitt der Herzkammer waren durchaus frei vom Darmkanal. Dieser Erscheinung paßt sich auch vollkommen die Verteilung der Muskulatur an. Der Darm ist erst kurz vor dem ersten Muskelriegel gänzlich von Herzmuskulatur umschlossen. Das Zurücktreten derselben tritt erst kurz hinter der zweiten Muskelbrücke (mb_2) ein. Wir haben also nur ungefähr in dem mittleren Herzteil ein ausgeprägtes Umfassen

des Darmes. Daß rings um den Darmkanal gerade in diesem Herzabschnitt die Muskulatur besonders stark auftritt, liegt auch darin begründet, daß in dieser Region der Anschluß an die beiden lateral liegenden Vorhöfe erfolgt. Auch in dem zweiten Abschnitte des Herzens läßt sich eine Anordnung der Muskulatur nach bestimmten Gesichtspunkten beobachten. Wie aus den Abbildungen ersichtlich ist und wie oben bereits angedeutet wurde, breitet sich vor der auch nach dem



Textfig. 11.

Linke Hälfte der Herzkammer wie in Fig. 10, nur von der Seite geöffnet. *ventr*, ventrale Seite (i. d. Zeichnung oben liegend); *dors*, dorsale Seite des Ventrikels; *tv*, vorderer, *tm*, mittlerer, *th*, hinterer Teil der Kammer. 4fach vergr.

Herzinnern sich fächerförmig verteilenden Muskulatur der betrachteten Brücke ein weites Lumen aus. Nach hinten hin wird es von dem auftretenden zweiten Muskelwulst abgeschlossen. Dieser zeigt, wenn er auch nicht so mächtig ausgebildet ist als der erste, doch im Prinzip denselben Bau. Wie wir in Textfig. 11 wahrnehmen können, erstreckt sich von der ventralen Seite des Ventrikels (im Bilde oben) eine feste Muskelsäule nach der dorsalen. Sie verbreitert sich an beiden Enden ebenfalls fächerförmig. An einer breiten Basis, die ungefähr ein Fünftel der gesamten Herzlänge beträgt, ist sie mit der äußeren Wandung des Herzens fest verflochten. Nach der dorsalen Selte verliert sie sich,

indem sich die einzelnen Muskelbündel in leichtem Bogen nach dem vorderen Muskelriegel hinziehen oder sich in der entgegengesetzten Richtung nach dem hinteren Zipfel des Herzens hin erstrecken. Die Aufspaltung dieser Säulen, je eine liegt links und rechts des Darmes, tritt ein, bevor die dorsale Wand der Herzkammer erreicht ist. Zwischen die sich aufspaltenden Säulen schiebt sich der Darmkanal ein. Unter demselben streichen fast wagerecht verlaufende Muskelbalken hin, die an etwas verdickten Stellen der Herzwand ihren Anheftungspunkt haben. Dieser liegt dorsal über den betrachteten Säulen. Von dieser Ansatzstelle aus senken sich die recht stark ausgebildeten Muskelzüge, die die beiden Säulen ventral miteinander verbinden, nach der Mitte des Ventrikels herab. Dorsal dieser zweiten Muskelbrücke nimmt der Darm seinen Verlauf und nähert sich allmählich seiner Austrittsstelle in der dorsalen Wand. Senkrecht zu den beiden Muskelriegeln ziehen sich einige kräftige Muskelfäden, die in gewisser Hinsicht eine Trennung des mittleren Ventrikelabschnittes in eine linke und rechte Grube hervorrufen. In Textfig. 11, die im Gegensatz zu Textfig. 10 mehr den dorsalen Teil des Ventrikels erkennen läßt (die Ventralseite des Ventrikels liegt in der Zeichnung oben), liegt dieser Muskelzug vollständig in der ventralen Wand; dagegen ist er in der Aufsicht in Textfig. 10 gut zu erkennen. Vor der zweiten Muskelbrücke verbreitert er sich, um mit dieser durch zahlreiche Einzelstränge zu verschmelzen. Infolge der verschiedenartigen Richtungen der einzelnen Muskelzüge ergibt sich rings um den Darmkanal ein ziemlich scharf umrissenes Herzlumen. Dieses vertieft sich ventro-lateral des Darmes auf beiden Seiten zu je einer Grube, die Textfig. 11 im Querschnitt zeigt und die sich in eine kurze Röhre auszieht. Diese Röhre, die von den noch zu besprechenden Vorhofklappen (*vakl*) verschließbar ist, bildet die Überleitung zu den beiden Vorhöfen.

Diesem mittleren, ebenfalls nach ganz bestimmten Gesetzen der Festigkeit gebauten Teil der Herzkammer folgt der durch den zweiten Muskelriegel (mb_2) abgeschlossene hintere Rest des Ventrikels. Sein Bau ist nach dem bereits Gesagten leicht verständlich. Wie wir schon wissen, zieht sich der hintere Abschnitt des Ventrikels nach Austritt des Darmes rechts und links desselben in je einen ziemlich kompakten Zipfel aus. Von diesen ist in Textfig. 10 und 11 nur die äußere Wand, die eine beträchtliches Stärke aufweist, sichtbar. Der Blick in das Innere ist durch die zwischen beiden Zipfeln auftretenden Muskelbalken verdeckt. In der Aufsicht sind sie in Textfig. 10 scharf ausgeprägt und deutlich hervortretend. Sie ziehen sich von der dorsalen Seite,

wo sie in den weiter oben betrachteten vorspringenden Punkten an der seitlichen Herzwand mit dem zweiten Muskelwulst zusammen ihren Ursprung nehmen, in einem weiten Bogen, den Textfig. 11 gut erkennen läßt, ventral vom Darme nach dem Boden des Ventrikels hin, in dessen äußerstem Zipfel sie angeheftet sind. In den seitlich des Darmes liegenden Erweiterungen des Ventrikels nähern sich die einzelnen Muskelzüge gegen das Ende hin einander sehr und weisen eine Anordnung auf, die ungefähr dem Bau der Wand eines Gewölbes oder einer Kuppel entspricht. Dieser dritte letzte Abschnitt des Herzens (*th*) bildet aber nichts anderes als die schon lange bekannten sackförmigen Ausstülpungen, die die Herzkammer zu beiden Seiten des Darmes herabhängen läßt. — Betrachten wir nochmals kurz den Bau des Anodontenherzens im Zusammenhang, so müssen wir sagen, daß die eigentliche Wand sich aus vielen Muskelbündeln zusammensetzt, die mittels reichlichen Bindegewebes mit dem Pericardepithel verbunden sind. Aus dieser kompakten Wand heben sich dann einzelne Muskelpartien stärker heraus, die dem Herzen eine gewisse Festigkeit und zugleich eine Teilung in fünf Einzelgruben verleihen.

Zu der im Anfang dieses Kapitels angeführten Literatur, die gelegentlich anderer Untersuchungen Mitteilungen über die Anatomie des Herzens macht, ist außer der besprochenen Arbeit von SCHWANECKE noch folgendes zu erwähnen. RANKIN gibt in seiner Textfig. 2 eine Innenansicht des Herzens. Die Herzkammer und der darunter liegende Vorhof der *Anodonta* sind von der Seite her geöffnet. Die zahlreichen Muskelbalken lassen in der Zeichnung — im Text geht er nicht darauf ein — eine bestimmte Anordnung erkennen, indem sie kleine regelmäßig gelagerte Vierecke bilden. Diese meinem Befunde widersprechende Darstellung kann wohl darauf zurückzuführen sein, daß sie anscheinend schematisch gehalten ist. — Ebenfalls in anderem Zusammenhang und ohne jegliche Erklärung sind die Figuren (Textfig. 1 und Fig. 1 u. 2 auf Tafel II) von WILLEM und MINNE. Diese zum Teil sehr guten Photographien bilden für die von mir beschriebene Verteilung der Muskulatur eine vollkommene Bestätigung. Aus den äußerst spärlichen Darstellungen, die auf die behandelte Frage Bezug nehmen, möchte ich noch die von MÉNÉGAUX hervorheben. Diese beschreibt für das Herz von *Avicula*, das ebenfalls wie das Anodontenherz eine allmähliche Verlagerung von der zirkumrektalen Lage zur suprarektalen erkennen läßt, eine ähnliche Kammerung, wie ich sie für den Ventrikel der Teichmuschel angegeben habe. Im ganzen unterscheidet er drei größere Kammern (chambres), die durch Muskelpfeiler gegeneinander abgegrenzt sind.

3. Die Vorhöfe.

Im Gegensatz zur Herzkammer tritt die Vorkommer paarig auf. Die beiden Atrien sind vollkommen von gleicher Größe und liegen symmetrisch zu beiden Seiten des Ventrikels. Mit diesem stehen sie durch das im letzten Abschnitt schon angeführte Ostium atrioventriculare in Verbindung, während sie lateral sich längs der ganzen Seitenwand des Herzbeutels bis in dessen äußersten Zipfel hinein ansetzen. Im vorderen Teile des Pericards nähern beide Vorkammern sich einander immer mehr, um schließlich vollkommen zu verschmelzen. Zu dieser allgemeinen Lagebeschreibung, die breits an Hand der Textfig. 1 bis 4 weiter oben gegeben wurde, ist fast nichts mehr hinzuzufügen.

Was die Literatur über die Anatomie der Atrien anbetrifft, so findet sich in fast allen Arbeiten die immer wiederkehrende kurze Darstellung, nach der die im Vergleich zur Herzkammer sehr dünnwandig erscheinenden Vorhöfe flache Säcke von dreieckiger Gestalt bilden. Die Anheftung an den Ventrikel erfolgt mit der Spitze dieses »Dreiecks«, während dessen Basis an der lateralen Perikardialwand ansitzt (vgl. Textfig. 1). Diese kurzen Angaben werden fast stets zusammen mit der Beschreibung des Ventrikels gegeben. Sie sind ebenso wie diese überaus spärlich und in den verschiedensten Arbeiten zerstreut. Demnach kommen auch hier die im letzten Abschnitt angeführten Darstellungen von Milne Edwards, v. Hessling, Rankin, Ménégaux, Dogiel und Schneider in Betracht, die alle nur mit wenigen Worten den Bau der Vorkammer beschreiben. — Etwas ausführlicher dagegen sind die Ausführungen von Keber, Langer und Grobben, auf die wir näher eingehen wollen.

Bei Keber finden wir schon die Bemerkung, daß die auffallende Dünnwandigkeit der Atrien im Verhältnis zu dem weit dickwandigeren Herzen nicht zu übersehen ist. Als besonderes Charakteristikum des Herzens beschreibt er mehrere »zarte sehnige und muskulöse Bündel«, die nur an ihren Enden mit den Herz- und Vorhofwänden verwachsen sind und die sich bis in die großen Kiemenvenen hinein erstrecken sollen. Diesen »Bündeln« schreibt er die Aufgabe zu, eine allzugroße Ausdehnung dieser Höhlen durch das Blut zu verhindern. Derartige »Bündel« konnte ich im Vorhof bei meinen Teichmuscheln weder am Totalobjekt noch an Schnitten feststellen. Auch fand ich keinen Anhaltspunkt dafür, was Keber bei seinen mit größter Genauigkeit durchgeführten Präparationen zu dieser Angabe hätte führen können. Was die Herzkammer anbelangt, so werden wohl die von mir beschriebenen Muskelzüge des Ventrikels mit seinen Bündeln identisch sein. Ferner geht

Keber mit ein paar Worten auf die Wand der Vorkammer ein. Da er geneigt ist, allen »vom Herzen entfernten und den ganzen Körper durchziehenden Venen, als deren centrale Sammelpunkte doch die Vorkammern zu betrachten sind«, eine Wandung zuzusprechen, so sucht er die »anscheinende Wandungslosigkeit« der Atrien dadurch zu erklären, daß er »eine überaus zarte Gefäßwand« konstatiert. Und zwar ist die Innenwand so zart, daß es schon einen ziemlichen Grad von Übung und Sicherheit erheischt, wenn man sie (d. i. die Vorhofswand) der Länge nach spalten will. Daß durch eine derartige Untersuchung die Frage nach dem Vorhandensein einer inneren Gefäßwand (Endothel), die weiter unten besprochen werden soll, nicht entschieden werden kann, braucht nicht besonders betont zu werden.

Etwas eingehender sind diese Verhältnisse von Langer beschrieben worden. Zunächst schildert er vollständig richtig wie die Kiemenvenen das Blut aus dem Körper in die Atrien führen. Damit stellt er den Anschluß der Vorkammer an das Gefäßsystem fest. Die Lagerung der Atrien schildert er vollkommen richtig mit den Worten »Der Vorhof des Herzens ist an seinem ganzen äußeren Rande an die Wand des sogenannten Herzbeutels befestigt, und verschmilzt da teils mit dem Mantel, namentlich mit dem von Keber »rotbraunes Organ« genannten Teile, teils weiter einwärts mit der Scheidewand der Kiemengänge und dem Netze der Vorhöhlenwand, durch welche letztere Verbindung einerseits die Vorhöfe mit dem Sinus venosus, anderseits vorne da unter sich in Verbindung stehen, wo die Vorhöhlenwände beider Seiten brückenförmig über deren Kommunikationsöffnung sich vereinigen«. Weiter beschreibt Langer am äußeren Rande des Vorhofs ein Balkengewebe aus Muskelfasern, dessen Räume mit dem parenchymatischen Teile des Mantels in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Vorn und hinten im Vorhof soll sich ein schwammiger Fortsatz in den Mantel einstülpen. Durch diesen treten die Mantelvenen in das Atrium ein. Die Blutzuführung geschieht neben den zahlreichen Öffnungen im Seitenrande des Atriums, hauptsächlich durch drei größere Öffnungen, die die Mündung der Kiemen-Venenstämme ins Atrium bilden. — Diese Darstellung von Langer wird in der Arbeit von Schwanecke in den Abschnitten über den Kiemenkreislauf und die Zirkulationsverhältnisse des Mantels bestätigt und auch noch weiter ergänzt.

Neben den beiden älteren morphologischen Arbeiten über die Teichmuschel von Keber und Langer kommt für die Untersuchung der Vorhofsverhältnisse die neuere Arbeit von Grobben in Betracht. Bei seinen Untersuchungen über das Vorkommen und den Bau der

Pericardialdrüse liefert Grobben auch gleichzeitig einen Beitrag zur Anatomie der Lamellibranchiaten. In Unterscheidung einer Pericardialdrüse des Mantels und des Vorhofs geht er auch auf die Anatomie der Atrien bei den verschiedensten Muscheln ein. Obwohl seine Behandlung in Anbetracht des ungeheuren Materials nur eine gedrängte Darstellung, ohne ein Eingehen auf spezielle morphologische Einzelheiten, sein kann, so legt Grobben im Gegensatz zu den meisten Forschern die Verhältnisse der Vorhöfe in bezug auf Gestalt, Lage und Befestigung schon richtig fest. Speziell für *Anodonta* sind seine Angaben sehr kurz, da diese sowie *Unio* eine Pericardialdrüse des Vorhofes nur in geringem Maße aufweist.

Anschließend an die Ausführungen von Grobben, ist es wohl angebracht, einen kleinen Abriß über die Vorhofspericardialdrüse einzuschalten. Diese bei *Unio* gut sichtbare Drüse hat (nach Grobben) die Gestalt einer krausenartigen Faltung am Hinterende des Atriums. Sie läßt sich in einer vorspringenden Falte bis an den Vorderrand des Vorhofs verfolgen. Hier tritt allerdings schwächer als hinten wieder eine krausenartige Faltung auf. Bei *Anodonta* dagegen sind diese Faltungen nicht deutlich zu beobachten. Er sagt: »Um diese Verhältnisse bei *Anodonta* gut zur Anschauung zu bringen, ist es nötig, einen vollkommenen kontrahierten Vorhof zu untersuchen; am diastolischen Vorhof tritt die Krause nicht hervor, indem durch die Ausdehnung der Vorhofswand die Falten ausgeglättet werden; im diastolischen Zustande erscheint diese Partie des Atriums sackförmig aufgetrieben. Die meisten Atrien, welche ich untersuchte, zeigten diese Stelle aufgetrieben, obgleich dieselben sich im Zustande der Systole, jedoch nach den übrigen Fällen zu schließen, nicht vollkommener Systole befanden. Im Allgemeinen muß hier bemerkt werden, was auch von vornherein ersichtlich ist, daß die Faltungen und Anhänge des Vorhofes im diastolischen Zustande des letzteren weniger, zuweilen sehr schwach oder bei geringer Entwicklung gar nicht hervortreten«. Bezüglich der Histologie dieser gefalteten Stellen kann Grobben gegenüber den andern Teilen des Vorhofs keinen Unterschied feststellen; höchtens wäre zu erwähnen, daß die Epithelzellen hier etwas höher erscheinen. — Was nun meine Befunde anbetrifft, so konnte ich in meinen sämtlichen Präparaten und Totalobjekten keine der von Grobben unter starken Einschränkungen beschriebenen Pericardialdrüsen am Vorhofe der *Anodonta* feststellen. Jedoch muß ich bemerken, daß bei jungen Tieren eine gewisse Wucherung des Vorhofepithels an den von Grobben angegebenen Stellen des Atriums nicht zu verkennen war. Ergänzend

möchte ich noch anführen, daß auch Willem und Minne diese drüsigen Anhänge der Atrien bei *Anodonta* nicht beobachten konnten. Sie bezeichnen die von Grobben als die Rudimente der Drüse angesehenen Verdickungen der Wand als die Stelle des Vorhofs, an der die stärkste Kontraktion bei der Systole auftritt. Da die Pericardialdrüse der Teichmuschel zurzeit im hiesigen Institut von Herrn Dr. Jaffé einer eingehenden Untersuchung unterzogen wird, so erübrigt es sich hier, genauer auf diese Verhältnisse einzugehen.

Brauchen wir auf die Lage der Atrien, die an anderer Stelle eine eingehende Behandlung bereits erfahren hat, hier nichts weiter zu sagen, so müssen wir doch ihre Ansatzstellen einer besonderen Betrachtung unterziehen. Wie wir schon wissen, ist im vorderen Abschnitte des Vorhofs von einer Duplizität des Atriums nicht zu sprechen. Die beiden Vorkammern sind vielmehr miteinander verschmolzen. Eine Vereinigung der beiden Atrien wird von Grobben bei verschiedenen Lamellibranchiaten beschrieben. Eine solche finden wir bei *Mytilus*, *Pectunculus*, *Ostrea* u. a. m. Während bei *Pecten* und *Spondylus* die Kommunikation der Vorhöfe — wie bei *Anodonta* — im vorderen Teile erfolgt, so ist bei *Lithodomus dactylus* eine solche an den hinteren Zipfeln zu bemerken. Eine Erklärung dieser Verschiedenartigkeit gibt Grobben, indem er sagt, »es entspricht demnach die Kommunikation beider Vorhöfe nicht einer Wiedervereinigung beider Atrien am Vorderende, sondern ist die primäre, von den Vorfahren ererbte, nach vorn verlagerte Verbindung der beiden Hinterenden«. Eine weitere Bestätigung dieser Verhältnisse liefern Ray-Lankester und Ahting. — In Textfig. 3 sahen wir den vorderen Teil des Vorhofes im Querschnitt. Die dorsale Wand war schon vollständig vorhanden, während die ventrale Wand mehr oder weniger in die Pericardwand übergeht. Das geringe Lumen dieses Verbindungsstückes der beiden seitlichen Teile wird bald durch horizontal verlaufende Muskelzüge verengert. Je mehr wir nach hinten fortschreiten, verstärken sich diese nach beiden Seiten hin, während in der Mitte gleichzeitig eine völlige Trennung erfolgt. An der Stelle, wo wir eine ausgesprochene Paarigkeit des Vorhofes schon haben, ist dies zum Teil noch vorhandene lockere Verbindungsstück durch stärkere Muskelriegel abgeschlossen. In diesem vordersten Abschnitte des Vorhofs findet lateral ein weitmaschiger lacunärer Übergang in die Pericardialdrüse statt. Von einer Wandung bzw. einer Begrenzung des Vorhofs ist hier nicht mehr zu sprechen. Auch sind keine regelmäßigen Gänge in den Mantel hinein vorhanden. Einige dieser großen Öffnungen der Pericardialdrüse sehen wir auch in Textfig. 19. Diese direkte Verbindung

zwischen Atrium und dem rotbraunen Organ wurde bereits von KEBER bei seinen Injektionsversuchen beobachtet. KEBER hielt sie aber für Zerreißungen der Wand, die durch den Druck der Injektionsflüssigkeit hervorgerufen sein sollten. In einwandfreier Weise ist diese Kommunikation von LANGER bewiesen und beschrieben worden. Die Ergebnisse LANGERS kann ich in vollem Umfange bestätigen. — Ventral ist die Verbindung beider Vorhöfe in dieser Schnitthöhe nur noch sehr schmal. An dieser Stelle nähern sich auch das parietale und viszerale Epithel des Pericards beträchtlich, so daß das Lumen derselben nur noch sehr gering ist.

Nach der ausgesprochenen Trennung in einen rechten und linken Teil setzen sich die Atrien, deren Gestalt und Größe je nach dem Kontraktionszustand recht verschieden sein kann, in einer schmalen Leiste an die Pericardialwand an. Die Lage und Ausdehnung der Ansatzstelle ist aus Textfig. 18 gut ersichtlich. Wir ersehen die etwas stark gezeichnete Wand der Vorhöfe im Querschnitt als lange schmale Linien, die zwischen sich das an der Anheftungsstelle recht geringe Lumen derselben einschließen. Sie erstrecken sich durch die ganze Länge des Pericards. Nach hinten erstreckt sich diese »Leiste« bis in den äußersten Zipfel des Pericards. Dagegen beträgt der Abstand zwischen dem vorderen Pericardzipfel und dem Vorderende der Leiste ungefähr $^1/_6$ der gesamten Pericardlänge. In diesem Sechstel des Pericards findet die oben beschriebene Verschmelzung des linken und rechten Vorhofes statt. Es erstrecken sich also die Atrien durch die ganze Länge des Herzbeutels. Wie schon angedeutet, schiebt sich die Ansatzstelle der Atrien zwischen Mantel und Renopericardialwand ein, sodaß wir von einem direkten Übergang der letzteren ineinander nicht sprechen können.

Am Boden der Ansatzleiste findet sich eine Reihe kleiner Öffnungen, die als schwarze Punkte in Textfig 18 gezeichnet sind. Die Anordnung und die Anzahl dieser Öffnungen, deren Größe zwischen weiten Grenzen schwankt, ist bei den einzelnen Tieren verschieden. Jedenfalls liegen sie nicht regelmäßig in einer Reihe, sondern sind, indem sich oft mehrere zu Gruppen vereinigen, unregelmäßig auf der ganzen Länge und Breite der Ansatzstelle verteilt. Durch diese Öffnungen findet , wie LANGER und SCHWANECKE angeben, die Blutzuführung in die Atrien statt. — Ehe wir genauer auf den Bau dieser Öffnungen eingehen, müssen wir zunächst einige Worte über die Blutzirkulation sagen.

Nach den Untersuchungen von LANGER, dessen Befunde in neuerer Zeit von SCHWANECKE bestätigt werden, wird das Blut von dem Herzen

durch die beiden Aorten in den Körper gepumpt. Ein Teil desselben gelangt in den Mantel und tritt von hier direkt wieder in den Vorhof zurück. Die größte Masse jedoch durchläuft die Arterien des Fußes und wird von den Venen zum Sinus venosus geleitet. Hier erfolgt wieder eine Trennung des Blutstromes. Während der kleinere Teil durch die Renopericardialwand in das Atrium zurückkehrt, nimmt der größere seinen Verlauf durch die Kiemen. Nachdem es hier arteriell gemacht ist, wird es durch die Kiemenvenen in den Vorhof gebracht. Wir haben also im Herzen gemischtes Blut — arterielles und venöses — und müssen daher die Angabe von Lang, daß das Herz der Mollusken immer ein arterielles ist, als Irrtum zurückweisen.

Die Mündung der Kiemenvenen in die Atrien ist schon lange bekannt. Sie ist von Keber, Langer, Dogiel, Ménégaux, Grobben und neuerdings auch von Schwanecke angegeben worden. Diese Autoren führen alle nur das Vorhandensein der Öffnungen an, ohne jedoch auf den Bau derselben näher einzugehen. Die Lage und den Bau einer solchen Öffnung wollen wir an einem Querschnitt betrachten, wie ihn Textfig. 12 darstellt. Der Schnitt ist ungefähr in der Mitte des Herzens geführt. Da das Ostium atrioventrikulare nicht getroffen ist, so ist der dünnwandige Vorhof gegen das Pericard (*pe*) rings abgeschlossen. Der Kontraktionszustand ist als das Stadium kurz vor der Systole des Pericard anzusprechen. Deutlich ist der Umschlag des Epithels des Atriums in das des Pericards sichtbar. Die Wand der Vorkammer (*vh*) weist wenig Muskulatur auf. Nur dorsal und ventral, an den Stellen größter Kontraktion, ist sie etwas stärker. Einzelne Muskelbündel durchsetzen das Vorhofslumen, in dem wenige Lymphocyten und Concrement führende Zellen enthalten sind. An der Ansatzstelle des Vorhofs an den Mantel mündet eine Kiemenvene (*vhö*). Diese erscheint im Längsschnitt als wandungsloses Rohr, das sich weit in den Mantel hinein erstreckt, um dann nach unten umzubiegen. Der blinde Schluß dieser Vene ist nur scheinbar infolge des etwas schräg geführten Schnittes. In den Nachbarschnitten ist die Fortsetzung der Vene einwandfrei zu verfolgen. Dies Bild entspricht genau der Abbildung 36 A. von Schwanecke, der auch den Verlauf der Vene in dem parenchymatischen Gewebe des Mantels eingehend beschreibt. Der dorsale Teil des Mantels ist von der Pericardialdrüse (*pdr*) erfüllt, die sich noch weit längs dieses Ganges in den unteren Teil des Mantels hinein erstreckt.

Über die Wandung der Venen sagt Wetekamp: »Eine eigene Wandung fehlt diesen Gefäßen scheinbar vollständig, und ich lasse es dahin-

gestellt, inwieweit man den Venen überhaupt den Namen eines Gefäßes zuerkennen darf«. Was WETEKAMP allgemein für die ausgesprochenen Venen angibt, gilt für die zu betrachtende Stelle in ganz hervorragendem Maße. Unsere Vene, die eine Verbindung der eigentlichen Kiemenvene mit dem Atrium darstellt, durchsetzt das parenchymatische lacunäre Gewebe des Mantels. Da sie durchaus kein Endothel besitzt und keinen regelmäßigen Verlauf aufweist, indem sie an ver-



Textfig. 12.

Querschnitt senkrecht zur Längsachse des Tieres durch den linken Vorhof. *akg*, äußerer Kiemengang; *pe*, Pericard; *vh*, Vorhof; *vhö*, Vorhofsöffnung im lakunären Teil des Mantels; *cr*, Konkrementführende Zellen; *pdr*, Pericardialdrüse. 26 fach vergr.

schiedenen Stellen mit den Nachbarkanälen kommuniziert, so könnten wir eigentlich mehr von Lacunen als von einem Gefäß sprechen.

Bis zur Eintrittsstelle ins Atrium finden wir auf der ganzen Länge dieses Blutzuführungsganges zahlreiche feinkörnige Concremente (*cr*) gelagert. Diese lockere Masse, die keine bestimmte Struktur erkennen läßt, weist zahlreiche unregelmäßig verstreute degenerierende Kerne auf. Dieser von den Autoren als parenchymatisches Gewebe bezeichnete Teil des Mantels ist nur von wenigen Muskelfasern durchsetzt. Welche Bedeutung dieser körnigen Substanz zuzuschreiben ist, ließ sich nicht einwandfrei feststellen. Anscheinend handelt es sich um Zerfallsprodukte

und um einen schon weit fortgeschrittenen Degenerationsprozeß von irgendwelchen Concrement führenden Zellen. Eine Klärung dieses Befundes dürfte vielleicht erst nach genauerer Kenntnis der Ausscheidungsprodukte der Pericardialdrüse möglich sein. Unter dieser körnchenhaltigen Schicht verlaufen um das Epithel des äußeren Kiemenganges (*akg*) zahlreiche längs- und querverlaufende Muskelfasern, während auf der andern Seite des Ganges ein allmählicher Übergang dieser Schicht in das rotbraune Organ KEBERS erfolgt.

Haben wir bei der Herzkammer eine nach bestimmten statischen Gesetzen angeordnete Muskulatur feststellen können, so suchen wir vergebens eine solche bei den Vorhöfen. Wie die meisten Autoren erwähnen, ist die Muskulatur der Atrien recht spärlich. Demgemäß ist auch die Wandung äußerst dünn und durchscheinend. Die wenigen Muskelfasern bilden ein dichtes Geflecht, aus dem sich aber keine stärkeren Balken herausheben. Die einzelnen Fasern sind durch wenig Bindegewebe miteinander verknüpft und an das Pericardepithel angeheftet. An Ausbreitungspräparaten, die bei der Dünnwandigkeit des Vorhofs brauchbare Übersichtsbilder liefern, läßt sich ebenfalls wie bei dem Ventrikel eine reiche Verästelung der Muskelfasern konstatieren. Diese Verzweigung ist, wie MARCEAU, VIGIER und LOZINSKY anführen, bei *Anodonta* meist dichotomisch. WEISMANN war allerdings geneigt, den meist spindelförmigen Muskelbalken keine Verästelung zuzusprechen. Diese Ansicht müssen wir aber fallen lassen, da die Präparate einwandfrei zeigen, daß namentlich im Ventrikel diese Endverzweigungen der Muskelfasern bei deren Anheftung an das Epithel reichlich auftreten.

Nach außen hin ist im Vorhof wie auch im Herzen die Muskulatur durch das Pericardepithel gegen das Herzbeutellumen fest abgeschlossen. Dagegen läßt sich ein fester Abschluß im Herzinnern durch ein Endothel nicht feststellen. Die von Perimysium umgebenen Muskelfasern liegen im mittleren Teile also frei in dem Herzlumen, daß sie direkt vom Blut umspült werden können. Die Ansicht, daß der *Anodonta* kein Herzendothel zuzusprechen ist, kann heute wohl auch allgemein als für alle Wirbellosen gültig angesehen werden. Die diesbezügliche Literatur findet sich in LANGS Trophocoeltheorie eingehend zusammengestellt. Seitdem ist die Frage nach dem Endothel wieder in mehreren Arbeiten für weitere wirbellose Tiere verneint werden. Unter diesen neueren Arbeiten wären anzuführen SPILLMANN (Diotocardier), GADZIKIEVICZ (Crustaceen), FERNANDEZ (Tunicaten), STECKA (Astacus). Was das Anodontenherz bezüglich eines Endothels anbetrifft, so gehen hier die Ansichten der Forscher auseinander. Die Mehrzahl schließt sich jedoch

den genannten Autoren an, und nur in wenigen Arbeiten wird ein Herzendothel beschrieben. Es sind dies zunächst die älteren Arbeiten von KEBER und v. HESSLING. KEBER sah das Atrium als den Sammelpunkt der Venen an und schreibt ihm gleich diesen eine innere Wandung zu, die aber wegen ihrer Zartheit von der Außenwand nur sehr schwer getrennt werden kann. Wie schon angeführt, läßt sich bei der Abtrennung irgendeiner Schicht doch noch nicht der Schluß ziehen, daß es sich um ein Endothel handelt. Vielmehr wird bei der geringen Dicke der Wand anzunehmen sein, daß es sich bei den losgelösten Teilen nur um eine Scheidung zwischen Muskulatur und Pericardepithel handeln kann. — Bei v. HESSLING findet sich die Angabe: »Die ganze innere Oberfläche des Herzens ist gleichfalls mit einem äußerst zarten wasserhellen, oft schwer zu findenden Epithelium ausgekleidet«. Dieselbe Auskleidung gibt er auch für die Aorta an. Wie WETEKAMP für *Anodonta* nachgewiesen hat, findet sich in den Aorten kein eigentliches Epithel. Die durch Silberinjektion nachgewiesene Felderung dieses »Endothels« der Gefäßbahnen rührt nur von Bindegewebszellen her, die auf größere oder kleinere unregelmäßige Flächen miteinander verbunden das »Endothel« der Gefäßbahnen bilden. Wenn wir also in den Arterien schon von einem wahren Endothel nicht sprechen können, so ist dies im Herzen um so weniger der Fall, da hier das Bindegewebe bedeutend spärlicher auftritt. — Neben diesen alten anatomischen Arbeiten, die keinen eigentlichen Beweis des Endothels bieten, ist nur die Untersuchung von MARCEAU anzuführen. Dieser gibt an, daß die Muskelbalken des Anodontenherzens und des Vorhofs von einem Endothel oder einer Membran, die die entstprechende Funktion hat, überzogen sind. In diesem will er abgeplattete Kerne gesehen haben.

Diese ganz vereinzelt dastehende Angabe von MARCEAU wird aber bereits von einer ganzen Reihe von Autoren widerlegt. SCHNEIDER gibt an, daß bei *Anodonta mutabilis* weder ein Herz- noch Vorhofendothel vorhanden ist. Zu demselben Resultate gelangt LOZINSKY bei *Anodonta*, *Unio* u. a. Lamellibranchiern. Auch in einer älteren Molluskenarbeit von EBERTH wurde festgestellt, daß in dem Herzen und den größeren Gefäßen ein echtes Endothel nicht vorhanden ist; seine eingehenden Versuche mit Silbernitrat, die er an dem Herzen von *Helix pomatia* anstellte, zeigten, daß ein deutliches Endothel nicht vorhanden ist. Allerdings stellt er eine Auskleidung bindegewebiger Natur fest, die sich bei weiterer Verfolgung jedoch nicht als kontinuierlich ergibt. Eine Bestätigung dieser Ergebnisse finden wir bei R. S. BERGH, der sie in die Worte zusammenfaßt: »Von einem inneren Epithel ist weder bei

Silberbehandlung noch bei irgendeiner andern Behandlungsweise auch nur eine Andeutung nachzuweisen«. Auch den Bau der Vorkammer von *Anodonta* untersucht er, bei der er ebenfalls kein inneres Epithel finden konnte. Seinem Befunde nach besteht die Atrialwand aus folgenden Schichten: Im Innern zunächst eine diskontinuierliche Muskelschicht, dann eine bindegewebige Grenzschicht, durch die die erste mit der äußeren Schicht dem Pericardepithel verbunden ist. Daß zwischen dem weitmaschigen Muskelgeflecht des Vorhofes eine größere Menge von Bindesubstanzzellen vorhanden sein soll, soll auch aus den Abbildungen von Grobben hervorgehen. Diese Angabe Berghs beruht aber auf einem Irrtum, auf den Lozinsky schon aufmerksam macht; denn in den zitierten Abbildungen handelt es sich nicht um Schnitte durch die Atrialwand von Anodonta, sondern um solche durch den Arterienbulbus von Venus verrucosa.

4. Die Vorhofsklappen.

Wie mehrfach schon erwähnt wurde, ist die Öffnung zwischen Ventrikel und Vorhof, das Ostium atrioventriculare, durch Klappen verschließbar, die ein Rückströmen des Blutes unmöglich machen. In der Literatur sind mir nur wenige Stelle bekannt, die auf diese Klappen Bezug nehmen. Da diese Angaben nur gelegentliche Beobachtungen darstellen, so ist es schwierig, sie zu sammeln. Bei Keber und Langer finden wir wider Erwarten in ihren sonst so eingehenden Arbeiten nichts über diesen Gegenstand angegeben. Dagegen beschreibt v. Hessling bei *Margaritana*, daß die Vorhofsklappe von zwei halbmondförmigen Duplikaturen der inneren serösen Membran, die in die Herzhöhle hineinschauen, gebildet wird. Rywosch erwähnt eine Atrioventrikularklappe für Heteropoden, und Lang gibt an, daß allgemein bei den Mollusken in das Herzlumen vorspringende Klappen an der Einmündungsstelle der Vorhöfe in die Herzkammer zu finden sind. Für *Anodonta* sind die Atrioventrikularklappen meines Wissens nur in zwei Arbeiten genauer beschrieben. Schwanecke gibt folgende kurze Schilderung: die Klappen liegen als durchsichtige Membranen in Gruben, die von der Herzmuskulatur gebildet werden. Gegen die Längsrichtung des Herzens sind sie etwas schräg gestellt, und zwar soll dabei ihre Länge ungefähr ein Fünftel der gesamten Herzlänge betragen. Ausführlicher, zugleich aber auch im Prinzip erschöpfender, ist die Beschreibung von Willem und Minne. Sie geht dabei auf die Verteilung der Herzmuskulatur ein, die sich vollkommen an meine oben gegebene Darstellung anschließt. An der Ansatzstelle der Vor- und

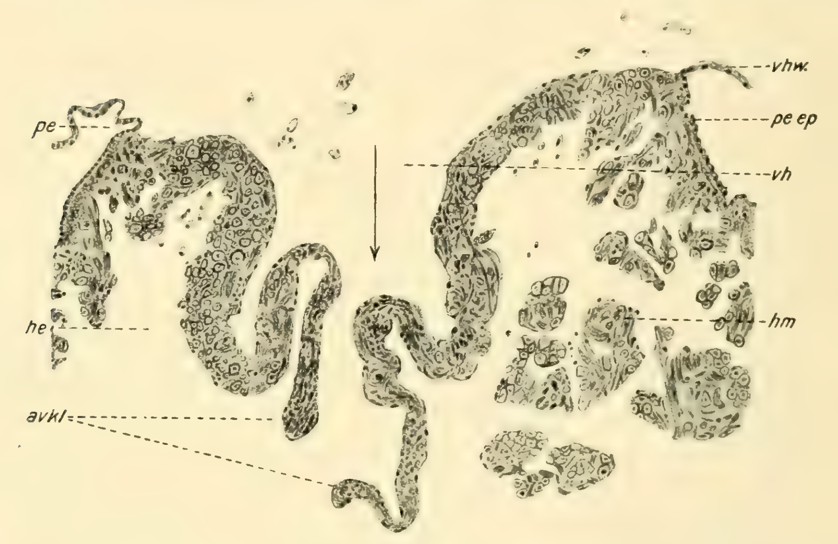
Herzkammer ordnet sich die Muskulatur so an, daß sie einen Halbkreis zwischen sich frei läßt, in dem die halbmondförmigen Lamellen ausgespannt sind. Neben einer Abbildung einer Anodontenherzklappe gibt er ein Bild, das die entsprechenden Verhältnisse für *Unio* darstellt.

Was nun meine Befunde bei *Anodonta* angeht, so kann ich die Angaben von Willem und Minne in vollem Umfange bestätigen. In Textfig. 4 haben wir die Lage der Klappen kennen gelernt. Sie entspricht genau der Darstellung, die Willem und Minne für *Unio* geben. Das Ostium atrioventriculare liegt symmetrisch zu beiden Seiten des unter dem Darm gelegenen Herzteiles. Das röhrenförmige Verbindungsstück zwischen Kammer und Vorhof ist sehr kurz, dabei aber sehr weit, um möglichst viel Blut bei der Systole der Vorkammer durchtreten zu lassen. Aufsichtsbilder der Klappe sind in den Fig. 10 u. 11 enthalten. Wir erkennen wieder die oben ausführlich beschriebene Verteilung der Muskulatur. Der mittlere Teil des Ventrikels war durch zwei Muskelpfeiler abgeschlossen, die sich an ihren Ansatzstellen fächerförmig verbreiterten. Durch sie wird in diesem Herzabschnitt das Lumen, das wir als Ostium atrioventriculare kennen lernten, begrenzt. Es ist von ovaler bis kreisförmiger Gestalt. In den starken Muskelriegeln an ihrem Grunde fest verankert spannen sich die dünnen Membranen aus und sperren die Öffnung vollständig ab. Diese halbmondförmigen Lippen treten beim Öffnen der Klappe auseinander, wie es Textfig. 10 zeigt. Dabei ist zu bemerken, daß der freie Rand der beiden Klappen sich nicht horizontal anpreßt, sondern, daß die Berührungslinie beider gegen die Horizontale schräg geneigt ist, indem sie ungefähr der Richtung des Darmes folgt. Dieser Tatsache trägt auch die Textfig. 5 von Willem und Minne Rechnung, die sowohl in Bezug auf die Klappe, wie auch auf die Verteilung der Muskulatur vollkommen mit meinen Befunden in Einklang steht.

In Textfig. 13 sind die Klappen (*avkl*) und ihre Befestigung im Querschnitt dargestellt. Der Pfeil gibt die Richtung des Blutstromes an; demgemäß öffnet sich dorsal der Lamellen das weite Lumen des Vorhofs (*vh*), von dessen Wand nur ein sehr kurzes Stück sichtbar ist. Das Pericardepithel (*peep*) der Atrialwand (*vhw*) schlägt sich an der Anheftungsstelle des Vorhofs an die Herzkammer in das des Ventrikels um. Das in dem Umschlagswinkel eingeschlossene Lumen ist ein Teil des Pericards (*pe*). Auch an der Umschlagstelle können wir wieder den Unterschied zwischen der starken Ventrikelmuskulatur (*hm*) und der schwachen Wand des Vorhofs konstatieren. Die erstere, deren einzelne Bündel im Querschnitt getroffen sind, ist als Muskelpfeiler und

Insertionsstelle der Klappe besonders stark. Zahlreiche solcher Bündel liegen quergeschnitten zu beiden Seiten der Klappen. Diese selbst sind als nichts anderes als eine direkte Fortsetzung der Herzmuskulatur anzusprechen. Die spärlichen Muskelelemente des Atriums haben nur wenig Anteil am Aufbau derselben. Es läßt sich vielmehr ein Übergang und eine innige Verklebung der Muskulatur der Klappe und der der Ventrikelwand verfolgen.

Die Lamellen selbst sind äußerst muskulös. Die zahlreichen Muskelfasern, im Bilde im Querschnitt getroffen, sind durch Bindegewebe das



Textfig. 13.

Querschnitt durch die Atrioventrikularklappen *avkl*; *he*, Herzlumen; *hm*, Herzmuskulatur; *pe*, Pericard; *vh*, Vorhof; *pe ep*, Pericardepithel; *vhw*, Vorhofwand; Pfeil gibt Richtung des Blutstromes an. 68 fach vergr.

aber, wie sich an den mit Mallory gefärbten Schnitten erkennen läßt, gegenüber der Muskulatur sehr zurücktritt, fest miteinander verknüpft. Die einzelnen Fasern haben einen regelmäßigen Verlauf. Sie ziehen sich in der Fläche der Klappe von dem einen Muskelpfeiler zu dem andern, also parallel zur Richtung des vom Herz umschlossenen Darmes. Die Klappe gewinnt noch dadurch mehr an Festigkeit, daß einzelne Fasern auch senkrecht zu dieser Streichrichtung verlaufen, wie es in der Figur ersichtlich ist.

Gegen das Herz- bzw. Vorhofslumen ist die zungenförmige Klappe durch eine einhüllende mesodermale Schicht mit meist peripher gelagerten Kernen abgeschlossen. Die regelmäßige Anordnung der

Kerne legte die Vermutung eines Epithels nahe. Doch es hat sich an der Klappe ebensowenig wie im Ventrikel und den Atrien ein Epithel feststellen lassen. Von der beim ausgewachsenen Tier mit konstanter Regelmäßigkeit wiederkehrenden peripheren Anordnung der Kerne ist bei dem 22 mm-Tier noch nichts zu bemerken.

Die lamellenartigen Klappen öffnen sich, indem sie durch das Blut auseinandergedrückt werden. Sie bilden, indem sie sich strecken und in die Richtung des Blutstromes stellen, die Wand einer Art Röhre, durch die das Blut in den Ventrikel gelangt. Das Öffnen und Schließen der beiden Klappen erfolgt nicht gleichmäßig, sondern ist so geregelt, daß die eine Klappe sich öffnet, während die andere im Begriffe ist, sich zu schließen, was neben dem rückströmenden Blute nicht nur automatisch, sondern auch durch Muskelkontraktion des Herzens bewirkt wird. Daß die Klappen sich nicht gleichzeitig öffnen bzw. schließen, ist aus der Textfig. 4 von FERNAU ebenfalls zu ersehen, die ebenso wie meine Textfig. 4 die Befestigung der Klappen gut erkennen läßt.

5. Die Ansatzstellen der Aorten und die Aortenklappen.

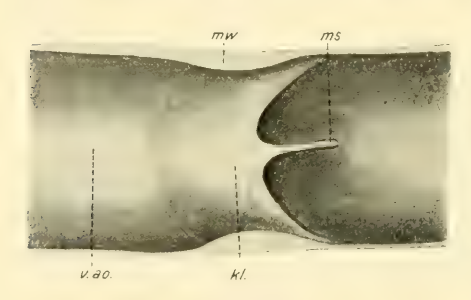
Die vordere Aortenklappe.

Das aus den Atrien in den Ventrikel eintretende Blut wird von diesem durch die Aorten in den Körper gepumpt. Der Blutstrom ist nun nicht gleichmäßig konstant, sondern er erfolgt unter rhythmischen Stößen, die durch die regelmäßigen Kontraktionen der Herzmuskulatur bedingt sind. Auch tritt dabei das Blut in die vordere und hintere Aorta nicht gleichzeitig ein; die Zuführung in die beiden Gefäße geschieht vielmehr in zeitlich etwas gegeneinander verschobenen Phasen. Wird die Hauptmasse des Blutes z. B. in die vordere Aorta getrieben, so wird im selben Augenblicke eine nur sehr geringe Blutzuführung in die hintere Aorta stattfinden. Der Druck wird also in der einen Aorta stark, in der andern dagegen schwach sein. In einem solchen Augenblicke wäre ein Rückströmen des Blutes in der Aorta mit dem schwachen Druck schon möglich, wie es bei starken Kontraktionen des Fußes leicht eintreten könnte. Durch das zurückströmende Blut würden aber nur Unregelmäßigkieten und Störungen in den Zirkulationsverhältnissen hervorgerufen. Dies wird dadurch unmöglich gemacht, daß die Aorten unweit des Herzens durch Klappen leicht verschließbar sind.

Solche Aortenklappen sind in den Aorten der verschiedenen Lamellibranchiaten schon seit langer Zeit bekannt. Eine Literaturzusammenstellung über diesen Gegenstand bringt GROBBEN in seiner

Arbeit »Über den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten« und ferner auch in neuerer Zeit SCHWANECKE, der speziell die Aortenklappen von *Anodonta* eingehend untersucht hat. Wenn ich nun angesichts der neuen morphologischen Arbeit von SCHWANECKE auf die Aortenklappen näher eingehe, so liegt es nicht nur daran, daß meine Befunde diejenigen von SCHWANECKE erweitern, sondern auch bezüglich der Abbildungen der Aortenverschlüsse mit diesen in manchen Punkten in Widerspruch stehen. Da die Angaben von SCHWANECKE sich mit denjenigen der früheren Autoren vollkommen decken, so kann ich mich kurz fassen.

Die erste Darstellung von Aortenverschlüssen gibt GARNER für Pecten. DESHAYES untersuchte *Teredo navalis*, SABATIER *Mytilus* und DOGIEL *Pecten maximus*. Diesen weniger eingehenden Untersuchungen folgten dann solche von RANKIN bei der Teichmuschel und MÉNÉGAUX bei einer ganzen Reihe von Muscheln. GROBBEN untersuchte zahlreiche Muscheltiere und bestätigt die Befunde von MÉNÉGAUX und RANKIN. Unter anderen gibt er auch eine genaue Darstellung der Klappe in der vorderen Aorta von *Pecten Jacobaeus*. Diese Beschreibung deckt sich vollkommen mit der vorderen Aortenklappe der *Anodonta*. Kurze Bemerkungen machen noch C. K. SCHNEIDER und J. SPILLMANN für die Diotocardier.



Textfig. 14.
Die vordere Aorta dorsal geöffnet. *v ao*, Lumen der vorderen Aorta; *mw*, Muskelwulst; *kl*, Aortenklappe; *ms*, Muskelstrang.

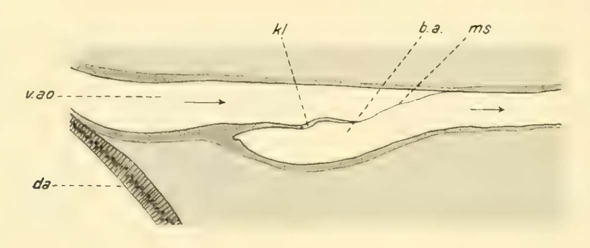
Wie die genannten Autoren richtig beschreiben, erweitert sich die vordere Aorta an der Stelle der Aortenklappe zu einer bulbösen Anschwellung. Und zwar fällt diese mit dem Austritt des Gefäßes aus dem Pericard zusammen. Dabei liegt dieser »zwiebelförmig erweiterte« (GROBBEN) Abschnitt zur Hälfte innerhalb, zur Hälfte außerhalb des Pericards. Der Darm tritt in einem Bogen aus dem Eingeweidesack aus und legt sich dann, wie wir schon gesehen haben, gerade an dieser Anschwellungsstelle der Aorta ventral an, um mit dieser parallel bis zum Eintritt in die Herzkammer zu verlaufen. Die Lage der Aortenerweiterung ist aus Textfig. 5 ersichtlich. Öffnet man diesen Bulbus von der dorsalen Seite, so erhält man ein Bild wie es Textfig. 14 darstellt. Von der ventralen Wand der Aorta zieht sich eine Taschenklappe als

dünne durchsichtige Membran nach der dorsalen Wandung. Schwanecke beschreibt sie folgendermaßen: »Diese ist an ihrem hinteren Ende an der Ventralseite der Aorta angeheftet und steigt, an den Seitenwänden befestigt, allmählich nach vorn in die Höhe«. Rechts und links der ziemlich großen Klappe verdickt sich die Wandung des Gefäßes. Auch auf der dorsalen und ventralen Seite wird das Aortenlumen durch auftretende Muskelwülste verengt, wie es Grobben für Pecten und Schwanecke für *Anodonta* angaben. Diese Wülste sollen durch Kontraktionen angeblich die Funktion der Klappe noch unterstützen. An diesen Wandverdickungen zieht sich die Klappe seitlich in die Höhe, was neben Schwanecke auch die andern Autoren beschreiben. Dagegen ist in der Abbildung Textfig. 2 bei Schwanecke eine leicht mißverständliche Lage der Klappe nebst den seitlichen Muskelwülsten nicht verkennbar. Im Gegensatz zu seiner einwandfreien Beschreibung der wirklichen Verhältnisse orientiert er in der Zeichnung die breite Fläche der halbmondförmigen Klappe nicht horizontal, sondern läßt sie vertikal in der Aorta stehen. Dadurch erscheinen auch die starken seitlichen Muskelwülste in dem Bilde auf die dorsale und ventrale Seite der Aorta verschoben. Kurz die bulböse Anschwellung ist in der Zeichnung gegen die andern Organe um 90° gedreht. Wie aus seinem Texte hervorgeht, hat er die Taschenklappe richtig beobachtet. Die falsche Orientierung der Klappe beruht sicher lediglich auf einem Mißlingen der Plastik des Bildes, was wegen der bei der Eigenart des Objektes schwierigen Perspektive leicht eintreten kann.

Auf der von dem Herzen abgewendeten Seite ist die Klappe halbkreisförmig eingebuchtet. In der Mitte dieses Einschnittes zieht sie sich in einen feinen muskulösen Strang aus, der an der dorsalen Wand der Aorta angeheftet ist. Dieser Strang ist von keinem der Autoren bisher beschrieben. Daß er so lange verborgen bleiben konnte, liegt daran, daß er äußerst zart und schmal ist, so daß er auch mir oft bei den makroskopischen Präparationen entging. Meistens wird er beim Auftrennen der Aortenwand zerrissen. Doch konnte ich diesen Verbindungsstrang auch bei allen Exemplaren, bei denen er anfangs nicht zu erkennen war, einwandfrei nach längerem Suchen nachweisen. — Ein Sagittalschnitt durch die Mitte der so aufgehängten vorderen Aortenklappe ist in dem schematischen Bilde Textfig. 15 wiedergegeben. Die Klappe entspringt, wie oben gesagt, an der ventralen Wand der Aorta und zieht sich in einen feinen Faden aus, der im Schnitte gerade getroffen ist. Dieses Verbindungsstück der Klappe wird bei dem Konservieren durch starke Kontraktion sehr gespannt, während es im

normalen Zustande beim lebenden Tier leicht gewellt erscheint. Nur bei dem Verschluß der Aorta wird eine starke Kontraktion dieses Stieles eintreten, wodurch dann die Klappe nach oben gezogen wird und sich an die seitlichen Wülste dicht anlegt.

Die vordere Aortenklappe nebst dem Übergang des Herzens in die Aorta wollen wir an dem histologischen Bild in Textfig. 16 betrachten. Dieser Sagittalschnitt zeigt, daß das Lumen des Herzens im vorderen Teile frei in das der Aorta übergeht. Die maximale Anschwellung der vorderen Aorta nimmt gegen das Herz zusehends ab. Die Verengerung nach der distalen Seite des Herzens ist nicht zu sehen, da der »Sinus« gerade an der Stelle seines größten Durchmessers abgeschnitten ist.



Textfig. 15.

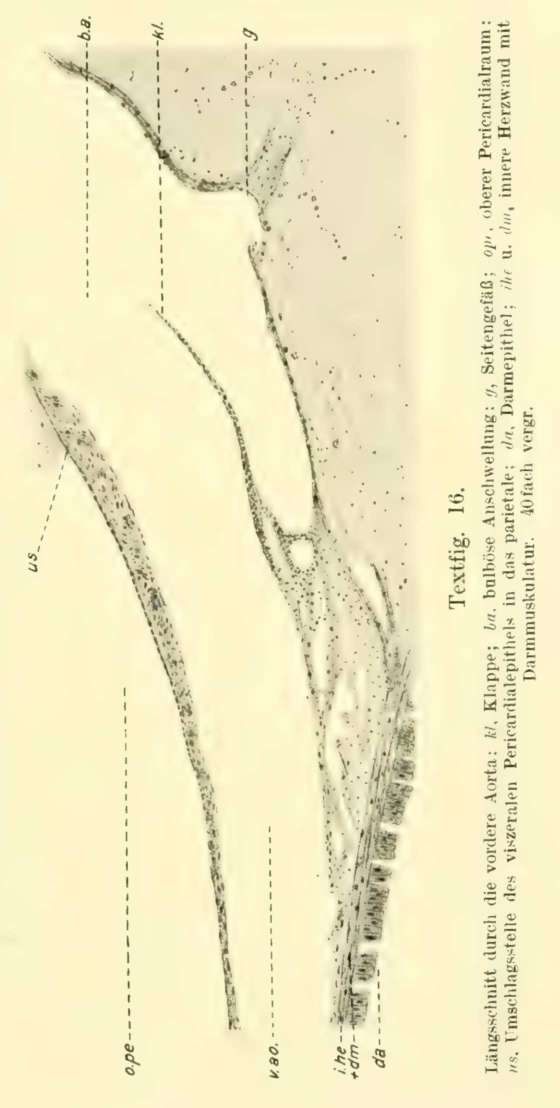
Schematischer Längsschnitt durch die vordere Aorta. *vao*, Lumen der vorderen Aorta; *kl*, Aortenklappe; *ms*, Muskelstrang; *da* Darmepithel; *ba*, bulböse Anschwellung; Pfeil gibt Richtung des Blutstromes an.

Kurz hinter der Klappe schnürt sich an der ventralen Seite der Aorta ein Gefäß ab, das sich nach der Leber zieht.

In dem Bilde, das wir stets in Vergleich mit Textfig. 5 betrachten wollen, zieht sich die äußere Herzwand des Ventrikels in die dorsale Wand der Aorta aus. In der Gegend der Ansatzstelle der Klappe erreicht sie eine ziemliche Dicke, die gerade beim Umschlag des viszeralen Pericardialepithels in das parietale ihr Maximum erreicht. Dies ist aber die schon angeführte Verdickung der Aortenwand. Ein solche beschreibt GROBBEN für Pecten. Er sagt: »Die Erweiterung (der Aorta) zeichnet sich durch größere Dicke der Wand aus, welche auf eine reichere Entwicklung halbringförmig angeordneter Muskelfasern zurückzuführen ist«. Die an und für sich schon schwach ausgebildete innere Herzwand läuft parallel der Darmmuskulatur, mit der sie sich durch feine Bindegewebsbrücken verbindet, vom Herzen aus in die ventrale Wand der Aorta über. Bei der Ansatzstelle der Aortenklappe trennt sich die scharf zu unterscheidende Ring- und Längsmuskulatur des Darmes von der inneren Herzwand. Dies verliert sich teilweise in der breiten Basis, an der die

Klappe ansitzt; teilweise geht sie auch in die Muskulatur der Klappe selbst über. Einige Fäserchen der inneren Herzwand verstärken sich bei der Trennung von der Darmmuskulatur zu Strängen, die die weitere Wand der Aorta dann bilden.

Die halbmondförmige Klappe heftet sich mit einer großen Grundfläche an der ganzen Breite der ventralen Aortenwand an, wo sie durch reichliches Bindegewebe fest verankert ist. Betrachten wir die Klappe von der dorsalen Seite, so ist ein regelmäßiger Verlauf der Muskelfasern in zwei Richtungen zu konstatieren. Die einen laufen längs, d. h. parallel der Aorta, die andern dagegen senkrecht dazu von der einen Aortenwand bis zur andern reichend. Das sich von der Mitte der Klappe nach der dorsalen Seite der Aorta ziehende Band besteht zum größten Teil nur aus Muskelfasern mit ziemlich großen und langgestreckten Kernen, während das Bindegewebe mit den kurzen ovalen, tief dunkel gefärbten Kernen sehr zurücktritt. Nur unmittelbar an der Anheftungsstelle an der dorsalen Wand ändern sich diese Verhältnisse. Hier werden die Muskelfasern recht spärlich und verlieren sich bald in der Aortenwand. Der äußerst feine Strang besteht jetzt in der



Textfig. 16.

Längsschnitt durch die vordere Aorta; *kl*, Klappe; *ba*, bulböse Anschwellung; *g*, Seitengefäß; *ope*, oberer Pericardialraum; *us*, Umschlagsstelle des viszeralen Pericardialepithels in das parietale; *da*, Darmepithel; *ihe* u. *dm*, innere Herzwand mit Darmmuskulatur. 40fach vergr.

Hauptsache aus Bindegewebe, in das wahrscheinlich elastische Fasern eingelagert sind.

Die Art der Befestigung der Klappe zeigt deutlich, daß zwei Faktoren beim Schließen derselben mitsprechen. Einmal ist es die Kontraktion der Muskelwülste und des dorsalen elastischen Bandes, wodurch die Klappe nach oben gezogen wird. Zum andern wird der Schluß der Klappe durch das Rückströmen des Blutes automatisch bewirkt, indem dieses die im Blutstrom schwebende Lamelle nach oben gegen die Muskelwülste drückt. — Ob auch vielleicht ein durch die Muskulatur bewirktes regelmäßiges Öffnen und Schließen der Klappe infolge der rhythmischen Pulsationen des Herzens eintritt, konnte nicht beobachtet werden. GROBBEN ist geneigt einen derartigen Verschluß der Aorta bei *Pecten Jakobaeus* während der Diastole des Herzens anzunehmen. Über das Schließen und Öffnen der vorderen Aortenklappe machen WILLEM und MINNE für Cyclas die folgende Angabe: »Dès le début de la systole ventriculaire, la valvule s'aplatit contre la paroi ventrale de l'aorte; au moment où la systole finit, mais avant que la diastole ne commence, la valvule se relève et ferme l'orifice du vaisseau; celui-ci se dilate alors légèrement en oval, sous l'influence du reflux sanguin«.

Die hintere Aortenklappe.

Auch die hintere Aorta, die im Gegensatz zur vorderen bekanntlich ventral des Darmes ihren Ursprung aus dem Herzen nimmt, ist gegen rückströmendes Blut durch eine Klappeneinrichtung verschließbar. Diese ist für verschiedene Lamellibranchier bekannt. So beschreibt DOGIEL für die beiden großen Gefäße von *Pecten maximus*: »In der Nähe der Ursprungsstelle der beiden Gefäße bemerkt man Sphinktern, die aus ringförmig angeordneten muskulösen Elementen bestehen und deren Kontraktion die Gefäßlumina zum Verschwinden bringen«. Dieselbe Darstellung gibt RANKIN für die hintere Aorta der Teichmuschel. Nach ihm sind die Wände an den Stellen der Klappe »mit ringförmigen Muskeln verdickt; dadurch wird ein Sphinkter gebildet, welcher als Klappe funktioniert«. Die Angabe von RANKIN für *Anodonta* findet bei GROBBEN eine Bestätigung. Auch in der neuen Arbeit von HERBERS findet sich noch die Ansicht vertreten, daß die hintere Aorta durch einen Sphinkter verschließbar ist. In Widerspruch mit diesen stehen aber die Befunde, die SCHWANECKE macht. Nach ihm haben wir keinen Ringmuskel, sondern nur mehrere Muskelwülste, die sich an der Aortenwand vorwölben. Seine Ergebnisse, die ich in bezug auf die Klappen vollständig bestätigen kann, decken sich mit der

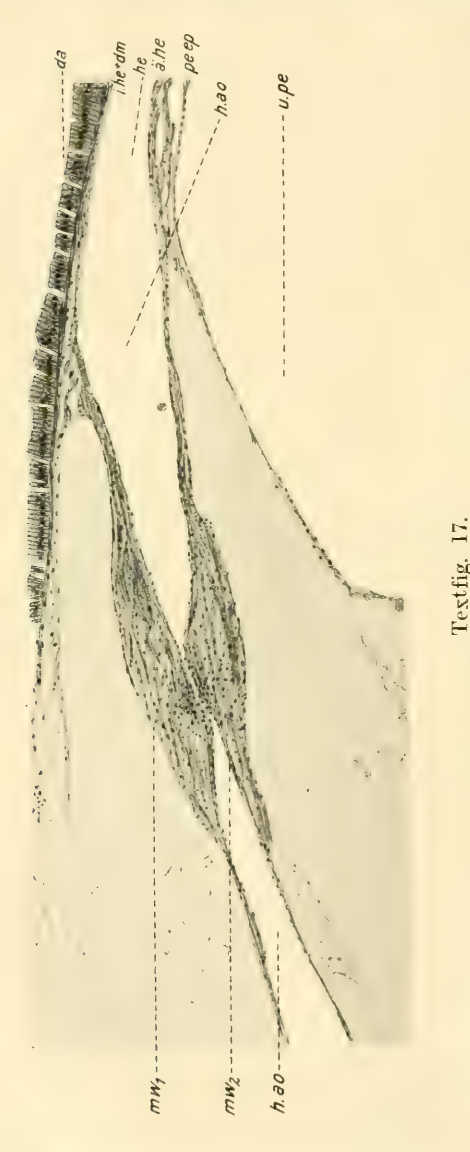
Beschreibung, die GROBBEN von der Klappe der hinteren Aorta von *Pecten Jakobaeus* gibt.

Wie bei dieser Muschel liegt die hintere Aorta der Anodonta ventral des Darmes, der in horizontale Richtung aus dem Pericard austritt. Wie wir oben gesehen haben, ist dieser bis zur Austrittsstelle aus dem Herzbeutel von Herzmuskulatur umgeben. Auf der dorsalen Seite des Darmkanals ist die Herzkammer blind geschlossen, da die innere Herzwand sich in die äußere umschlägt (Textfig. 5). Dagegen geht auf der ventralen Seite das Herzlumen direkt in die hintere Aorta über. Die genaue Lage der Klappe ist in Textfig. 5 und 17 zu ersehen. Die letztere stellt eine stärkere Vergrößerung der betreffenden Stelle der Textfig. 5 dar. Auch bei WILLEM und MINNE in Textfig. 3 und bei SCHWANECKE in Textfig. 17 finden sich Abbildungen von dem Verschluß der hinteren Aorta. Zu der Zeichnung von SCHWANECKE muß ich bemerken, daß die Begrenzung bzw. Lagerung von Darm, Pericard, Herz und Aorta nebst deren Klappen in einer Orientierung wiedergegeben ist, die nicht zutrifft.

Aus meiner Textfig. 5 ist zu ersehen, daß das hintere Stück des oberen Pericardialraumes und der in ihm endigende blind geschlossene Teil des Ventrikels sich genau bis zu der Stelle erstreckt, an der die hintere Aorta aus dem Herzen entspringt. Der untere Pericardteil dagegen schiebt sich etwas weiter nach hinten vor, und zwar reicht er ventral der Aorta ungefähr bis zu dem Punkte der Aortenklappen. Die Aorta entfernt sich unter einem Winkel von etwa 40° von der Richtung des wagerecht verlaufenden Darmes. Dieser nähert sich in einem Bogen bald wieder dem Gefäß, das sich nach SCHWANECKE bald in zwei gleichstarke Äste teilt. — Bei SCHWANECKE hat das Pericardlumen in Textfig. 17 eine viel zu geringe Ausdehnung. Der obere Teil müßte sich viel weiter erstrecken und der untere mehr nach unten erweitert werden. Infolge dieser irrigen Orientierung liegen auch die Klappen zu nahe am Herzen. Während bei der vorderen Aorta die Klappe gerade am Ende des Pericards liegt, ist bei der hinteren die Lage als unzweifelhaft außerhalb des Herzbeutels anzusehen.

Entsprechend den Verhältnissen der vorderen Aorta läßt sich auch für die hintere feststellen, daß die eine Wand derselben — hier die dorsale — auf der kurzen Strecke, die sie mit dem Darm gemeinsam hat, von Muskelfasern der inneren Herzwand gebildet wird; dazu kommt noch eine Versteifung durch die darüberliegende Darmmuskulatur. Bei der Trennung zwischen Darm und Aorta macht sich, wie bei dem vorderen Gefäß ebenfalls eine scharfe Scheidung der beiden Muskellagen

bemerkbar. Während die Darmmuskulatur mit den Darm eng verbunden bleibt, wie es Textfig. 17 deutlich zeigt, verdickt sich die von ihr sich trennende innere Herzwand, um jetzt allein die dorsale Wand der Aorta zu bilden. Die Verdickung der sich fast nur längs des Gefäßes erstreckenden Muskelfasern nimmt sehr stark zu und erreicht ihren Höhepunkt in den Muskelwulst mw_1. SCHWANECKE beschreibt außer diesem stark ausgebildeten Längsmuskel noch einen kleinen »accessorischen Wulst an der vorderen Seite der dorsalen Erhebung«. Von diesem konnte ich allerdings bei meinen Schnitten und Präparaten nichts entdecken.



Textfig. 17.

Längsschnitt durch den Verschluß der hinteren Aorta; ans Fig. 5 stärker vergrößert. *hao*, hintere Aorta; *he*, Herzlumen; *ähe*, äußere Herzwand; *ih* u. *dm*, innere Herzwand mit Darmmuskulatur; *peep*, Pericardepithel; *da*, Darmepithel; mw_1, Muskelwulst I; mw_2, Muskelwulst II; *upe*, unterer Pericardialraum. 40fach vergr.

Auf der ventralen Seite wird die Wand der Aorta von Muskelelementen gebildet, die als eine direkte Fortsetzung der äußeren Herzwand anzusprechen sind. Die Textfig. 5 und 17 lassen diesen Übergang deutlich erkennen. Wie an der dorsalen Wand, so verdickt sich auch die Muskulatur der ventralen sehr schnell zu einem Muskelwulst mw_2, der gegen den der andern Wand etwas verschoben ist. Durch diese beiden Wülste, die im Kontraktionszustand gezeichnet und demgemäß einander sehr genähert sind, wird das Lumen der Aorta sehr eingeengt,

während es hinter dieser »Klappe« seine normale Weite wieder einnimmt. Der Verschluß kommt dadurch zustande, daß die längsverlaufenden Muskelfasern der Wülste bei der Kontraktion diese verbreitern und eng aneinander pressen. Dieser Befund, daß die Wülste nur von längsverlaufenden Muskelfasern gebildet werden, macht also die alte von RANKIN, GROBBEN u. a. vertretene Ansicht, daß das Schließen der hinteren Aorta durch einen Sphinkter erfolgte, hinfällig. Die beiden Wülste waren von den Forschern irrtümlich für den durchschnittenen Ringmuskel angesehen worden. Auf diesen Irrtum machen neben SCHWANECKE auch WILLEM und MINNE schon aufmerksam, wenn sie sagen: »Le renforcement musculaire de la paroi . . . . . . est formé de fibres longitudinales, non annulaires comme celles d'un sphincter«.

6. Das Pericard.

Obwohl über die Morphologie des Pericards in verschiedenen Abschnitten mehrfach Angaben gemacht wurden, halte ich es doch für angebracht, an Hand der Literatur nochmals darauf einzugehen und meinen Bemerkungen noch einige hinzuzufügen. Die grundlegende Beschreibung des Pericards stammt von KEBER, der eine Anatomie des Herzbeutels der Teichmuschel gibt. Er beschreibt, daß das Pericard nur an zwei Stellen Öffnungen besitzt. Und zwar liegen diese beiden durch eine »halbmondförmige Hautfalte« getrennt im vorderen Zipfel des Herzbeutels. Durch diese Falte wird vom Pericard eine Nebenhöhle abgeschnürt. Der Boden derselben wird von einem netzartig durchbrochenen Gewebe gebildet, das eine Verbindung zwischen Pericard und dem von KEBER entdeckten und nach ihm benannten rotbraunen Organ herstellt. Die zweite Öffnung, die einen trichterförmig verengten Eingang aufweist, liegt unmittelbar vor jener »Hautfalte«. Sie führt in das »Innere des dunkeln BOJANUSschen Körpers«. Die Angaben KEBERS bestätigt v. HESSLING für *Margaritana*. Er gibt an, daß die Wände des Herzbeutels von Bindegewebe nebst eingelagerten Zellrudimenten bestehen. Die verschiedene Dicke der Wand an einigen Stellen führt er auf eine schichtenweise Übereinanderlagerung von »Bindegewebsfibrillen« zurück, die mit untermischten Bindegewebszellen ein Netzwerk bilden. Diese von v. HESSLING beschriebene Wand des Herzbeutels ist aber nichts anderes als der Mantel mit dem darin eingelagerten KEBERschen Organ. Weiter sagt er: »Die ganze innere Oberfläche und das in ihm liegende Herz nebst den Vorhöfen hat eine einfache Lage sehr durchsichtiger kernhaltiger Plattenepithelien«. — Die Verbindung zwischen Pericardialdrüse und Herzbeutel wird auch

von KOLLMANN (1882) beschrieben. Dieser sieht in dem KEBERschen Organ einen Teil der venösen Bahnen des Körpers. Durch die Öffnungen der Pericardialdrüse soll ein Teil des Blutes in den Herzbeutel strömen, von wo es durch die zweite Öffnung in die Niere fließt. — Eingehender behandelt GROBBEN bei *Unio* den Zusammenhang zwischen Pericardialdrüse und Herzbeutel. Er sagt: »Die genannten Öffnungen ...... liegen in dem vorderen Abschnitte der Pericardialhöhle (Nebenhöhle KEBERS), einem schmalen spaltförmigen Raume zu beiden Seiten der Eintrittsstelle des Darmes in den Herzbeutel, welcher durch eine vorspringende Kante der überdies von dieser Stelle stark genäherten Pericardialwände von dem großen das Herz einschließenden Raume soweit abgegrenzt ist, daß zwischen diesen Kanten und dem Darme nur eine enge spaltförmige Communication der beiden Räume übrig bleibt«. Für den Pericardnebenraum von *Anodonta* bemerkt er, daß dieser im Gegensatz zu *Unio* etwas in die Höhe gezogen ist. Dadurch soll die freiere Lage der Drüsenöffnungen und deren Lage über dem Wimpertrichter bedingt sein. Bei *Unio* beschreibt er, daß die Öffnungen in weitere Räume führen, von denen die Drüsenschläuche ausgehen. Diese sind mit einem Epithel ausgekleidet, »welches sich direkt in das Epithel des Pericardialraumes fortsetzt«.

Die Angaben anderer Autoren beziehen sich weniger auf die Anatomie des Pericards als auf das Epithel desselben. Dieses war schon von v. HESSLING angegeben. SCHNEIDER beschreibt, daß das »Endothel des Pericards« an eine zarte bindegewebige Grenzlamelle angeheftet ist; die letztere ist von BERGH als »Basalmembran« und von LOZINSKY als »subpericardiale Bindegewebsschicht« bezeichnet. Dagegen gibt MARCEAU an, daß das Pericardepithel den Muskelfasern direkt aufliegt. MÉNÉGAUX, EBERTH, BERGH erwähnen nur das Vorhandensein eines Pericardepithels. LOZINSKY führt an, daß das Epithel aus einer Lage von Zellen besteht, deren Gestalt nach dem Kontraktionszustand verschieden sein kann. Bei dilatierten Herzen erscheinen die Epithelzellen flach, bei Kontraktionen dagegen werden sie immer höher bis zur Höhe von Cylinderzellen. Diese Zellen sollen mit dem darunter liegenden Bindegewebe durch feine Fortsätze verbunden sein. Diese Fäserchen inserieren entweder im Bindegewebe, an den Muskelfasern oder an den Muskelfortsätzen.

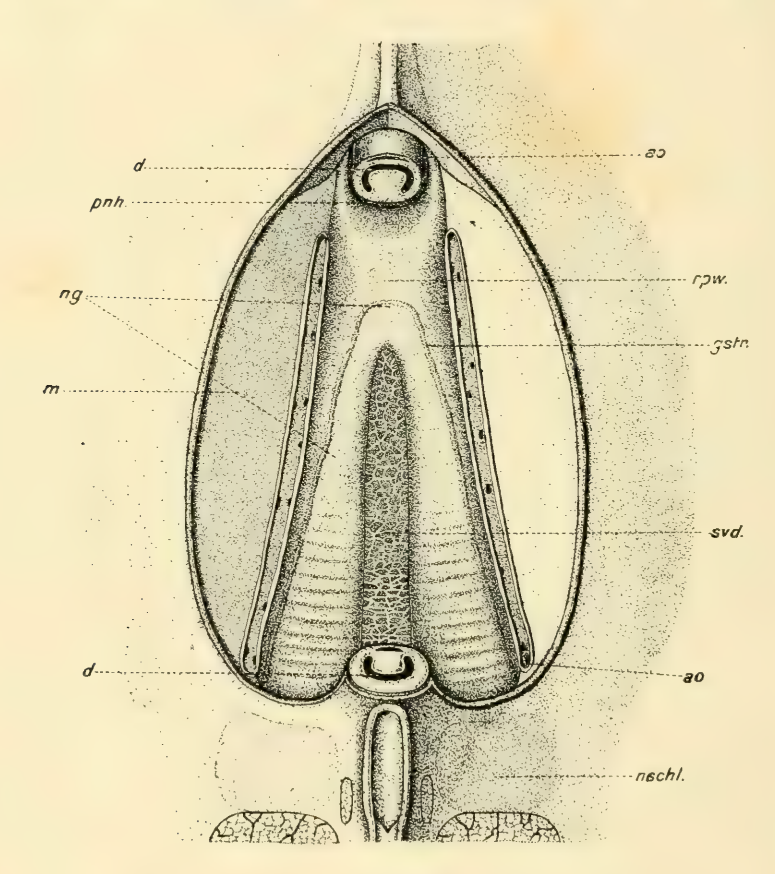
Bei Behandlung der Frage nach einer direkten Wasseraufnahme ins Blut wird auch das Pericard von verschiedenen Autoren erwähnt. Auf diese umfangreiche Literatur kann ich jedoch nicht einegehen; ich will nur anführen, daß das Pericard, als die Funktion des BOJANUSschen

Organs noch nicht erkannt war, von einer Reihe von Forschern als ein Teil des Blutgefäßsystems angesehen wurde. Spätere Untersuchungen zeigten dann, daß dem BOJANUSschen Organ die Funktion einer Niere zukomme. Trotzdem blieb immer noch die Frage offen, welche Bedeutung der Verbindung zwischen Pericard und Niere zuzusprechen ist. RANKIN stellte zwei verschiedene Funktionen zur Diskussion. Durch den Nierentrichter wird die Pericardialflüssigkeit nach außen weitergeschafft, oder es wird durch sie Wasser in das Pericard bzw. das Gefäßsystem aufgenommen. RANKIN ist geneigt, nur die erstere Funktion anzunehmen. Dieser stimmt auch GROBBEN zu, der eine Strömung aus der Pericardialdrüse durch den Herzbeutel in die Niere beschreibt. Als Gegenbeweis der Wasseraufnahme ins Pericard führt RANKIN an, daß die Cilien des Wimpertrichters auf einen Strom in ungekehrter Richtung deuten, daß der Bau der Nienrenschleife eine Strömung nach außen bedingt, und daß z. B. bei *Mytilus* der Trichter durch Klappen verschließbar ist. Die Frage nach einer Wasseraufnahme wurde auch schon dadurch hinfällig, daß sich das Pericard als kein Teil des Gefäßsystems erwies. Beide sind gegeneinander vollständig abgeschlossen. Auch die neueren Darstellungen dieser Verhältnisse haben die Annahme einer Wasseraufnahme fallen lassen. Sie nehmen nur einen vom Pericard nach der Niere gerichteten Strom an, eine Ansicht, die auch von FERNAU vertreten wird, der auch ausführlich auf die diesbezügliche Literatur eingeht.

An Hand der Textfig. 1 u. 2 hatten wir die allgemeine Lage des Pericards kennen gelernt. Zu dieser Beschreibung muß noch einiges nachgetragen werden. In Textfig. 18, die aus der Arbeit von FERNAU entnommen ist (Z. f. w. Z. Bd. 110, S. 269, Textfig. 8), sehen wir von oben in die Pericardialhöhle hinein. Herz, sowie Darm (*d*) und Vorhöfe sind entfernt, wodurch der Boden des Pericards frei wird. Wir sehen, daß dieser zu gleicher Zeit auch die dorsale Decke der ventral des Herzbeutels gelegenen Niere und des Sinus venosus bildet. Die genauere Orientierung dieser die beiden Organe trennenden Wand, die Renopericardialwand (*rpw*), ist schon bei Besprechung der Textfig. 2, 3, 4 gegeben worden. Lateral nimmt sie die ganze Breite zwischen den bekannten Ansatzleisten der Vorhöfe ein und geht an dieser Stelle in die Wand der Atrien über. Wie aus den Arbeiten von RANKIN und FERNAU hervorgeht, sind am hinteren Ende der Renopericardialwand die kommunizierenden Nierengänge (*ng*) und in der Mitte dazwischentretend der Sinus venosus (*svd*) sichtbar; diese Organe schimmern durch die ventrale Pericardialwand durch. Nach vorn ist das Pericard bei

der Eintrittsstelle des Darmes deutlich verengt. Das Darmrohr nebst der Aorta (*ao*) läßt nur einen schmalen Spalt frei, der in die von Keber beschriebene Nebenhöhle (*pnh*) hineinführt.

Die Kebersche Nebenhöhle ist in Textfig. 19 dargestellt. Die Abbildung entspricht ungefähr einem Bilde, das Grobben in Textfig. 21

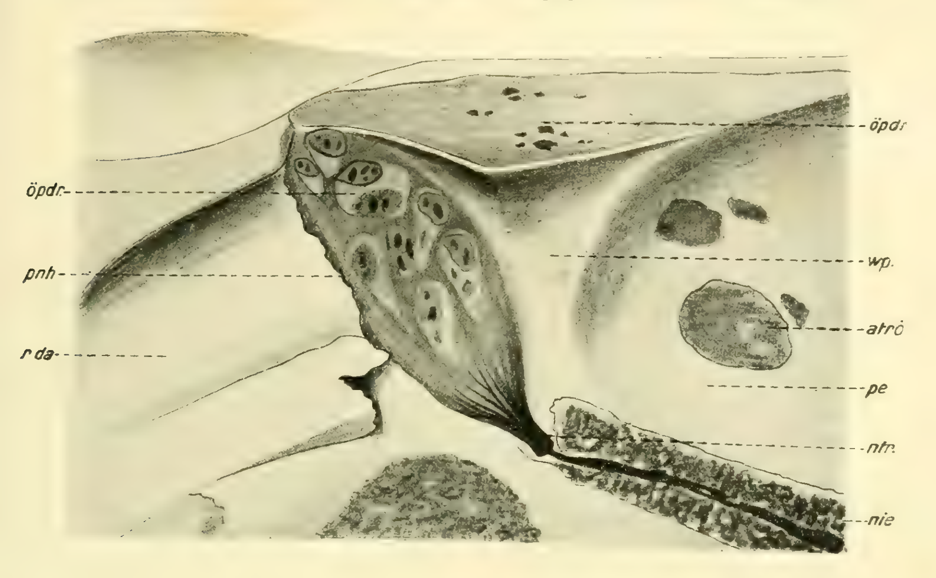


Textfig. 18.

Pericard von der dorsalen Seite geöffnet; Herz mit dem Darmrohr und den beiden Atrien entfernt. *ao*, Aorta; *d*, Darmrohr; *ng*, Nierengang; *rpw*, Renopericardialwand; *m*, Mantel; *svd*, Decke des Sinus venosus; *pnh*, Pericardnebenhöhle. $1^1/_2$ natürl. Größe. (Aus: W. Fernau, Z. f. w. Z. Bd. 110. 2. Heft, S. 269, Fig. 8.)

von *Anodonta cygnea* gibt. Sie stellt einen Sagittalschnitt durch den vordersten Pericardialkomplex dar. Auch hier ist der Darm herausgenommen. In dem Gewebe ist links noch die Richtung des Darmkanals (*rda*) angedeutet. An der Eintrittsstelle des Darmes in das Pericard vertieft sich dasselbe rechts, links und dorsal des Darmrohrs.

In der Zeichnung ist nur die linke Hälfte des sich höhlenartig erweiternden Pericards sichtbar. An dem Grunde sehen wir zahlreiche größere Öffnungen (*öpdr*); in diesen sind wiederum kleinere zu erkennen, die weiter nach innen zu liegen. Diese Öffnungen stellen die von KEBER und GROBBEN eingehend beschriebene siebartige Verbindung der Pericardialdrüse mit dem Pericard dar. Nach beiden Autoren beschränken sich diese Öffnungen der KEBERschen Pericardnebenhöhle (*pnh*) nur auf die Vertiefungen seitlich des Darmes. Dagegen konnte ich feststellen,

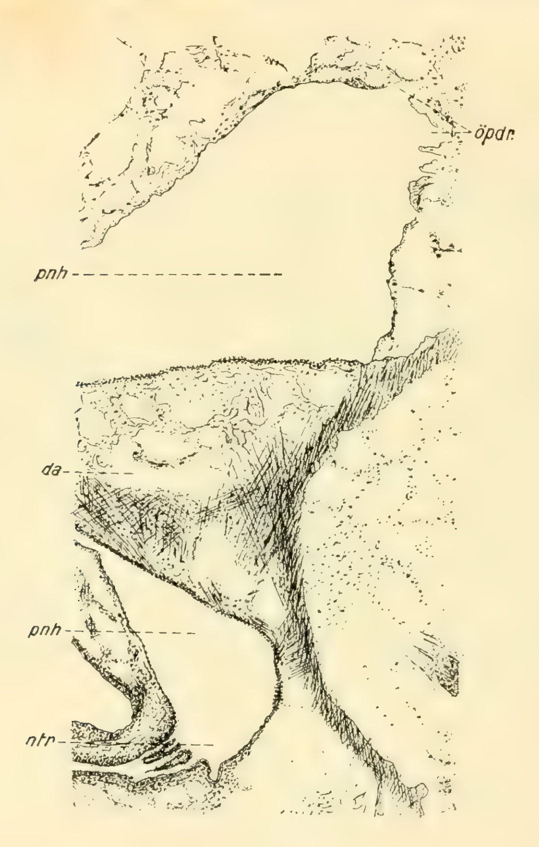


Textfig. 19.

Rechte Hälfte des vorderen Teiles des Pericards von der linken Seite geöffnet. *pe*, Pericard; *nie*, Niere; *ntr*, Nierentrichter; *öpdr*, siebartige Öffnungen der Pericardialdrüse; *pnh*, Pericardnebenhöhle; *öpdr*, angeschnittene Tubuli der Pericardialdrüse; *atrö*, Öffnungen des Vorhofs in den Mantel; *wp*, vorwölbende Wand des Pericards; *rda*, Richtung des Darmes.

daß dieselben sich auf die gesamte Wand der Nebenhöhle verteilen, also auch dorsal und zum Teil auch ventral des Darmes liegen. Zu beiden Seiten des Darmes zieht sich die Pericardnebenhöhle in den Nierentrichter (*ntr*) aus, dessen Mündung in die Niere (*nie*) gut zu erkennen ist. Auf den Nierentrichter näher einzugehen, erübrigt sich, da derselbe von FERNAU neuerdings eingehend untersucht ist. — Gegen das weite Lumen des eigentlichen Pericards ist die KEBERsche Nebenhöhle durch die sich wulstartig vorwölbende Pericardialwand (*wp*) abgeschlossen. Auf diesen Vorsprung der Herzbeutelwand war schon bei Besprechung der Textfig. 27 von SCHWANECKE und Textfig. 5 von FERNAU

hingewiesen. In dem eigentlichen Pericard (*pe*), aus dem der Vorhof herauspräpariert ist, erscheinen einige größere Öffnungen (*atrö*). Diese sind die bei Behandlung der Vorhofsverhältnisse beschriebenen Eingänge der Atrien in die Pericardialdrüse. Einige Tubuli der Drüse



Textfig. 20.

Sagitalschnitt durch den vorderen Teil des Pericards. *da*, angeschnittene Darm; *pnh*, Pericardnebenhöhle; *ntr*, Nierentrichter; *öpdr*, Öffnungen der Pericardialdrüse. 9,5 fach vergr.

sind in dem durchschnittenen dorsalen Mantelteile als feine Öffnungen (*öpdr*) zu erkennen.

Den vordersten Teil des Pericards wollen wir an einem Sagittalschnitt in Textfig. 20 betrachten. Dorsal und ventral des von rechts eintretenden Darmes (*da*), der hier nur angeschnitten erscheint, dehnt sich das Lumen der Keberschen Pericardnebenhöhle (*pnh*) aus. In der Richtung nach dem eigentlichen Pericard verengert sich die Nebenhöhle, indem die dorsale und ventrale Wand des Pericards sich dem

Darm nähern. Im äußersten Zipfel setzt sich der Nierentrichter (*ntr*) mit seinen Faltenkämmen an. — Die ganze Oberfläche der Pericardnebenhöhle ist mit dem uns schon bekannten Pericardialepithel ausgekleidet. Nur an der dorsalen und lateralen Wand tritt das Epithel gegenüber den andren Teilen wegen der zahlreichen Kommunikationen (*öpdr*) mit dem Keberschen Organ etwas zurück. Rechts und links vom Darm zieht sich das Pericard in zwei feine Gänge aus, die sich weit in die Pericardialdrüse hinein erstrecken. Diese Gänge sind ebenfalls wie die größeren Öffnungen der Drüse von einem Epithel ausgekleidet, das sich direkt in das des Pericards fortsetzt. Auf diese Tatsache wird schon von Grobben hingewiesen.

D. Bemerkungen zur Physiologie des Herzens.

An den morphologischen Teil will ich einen kurzen Abriß über die Physiologie des Anodontenherzens anschließen, und zwar soll sich dieser im besonderen mit der Art der Pulsation befassen. Wie einleitend schon bemerkt wurde, soll er in erster Linie nur die morphologischen Befunde deuten; er kann deshalb auch keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen. Die zahlreichen physiologischen Arbeiten, unter denen die von Förster, Ransom, Biedermann und Yung hervorzuheben sind, befassen sich durchweg mit der Innervierung des Herzens. Dogiel untersucht diese Verhältnisse speziell bei *Anodonta* und *Pecten*. Wenn ich auch auf die Innervierung des Anodontenherzens nicht eingehen kann, so will ich doch anführen, daß nach Dogiel die Herzkontraktionen bei den Mollusken von dem Nervensystem beeinflußt werden; er sagt: »Es kann mit voller Gewißheit behauptet werden, daß die Leitung, Koordination und Automatie der Herztätigkeit nicht allein von besonderen Eigenschaften seiner Muskulatur, sondern von seinem Nervenapparat abhängt. Kurzum, die Annahme der Anhänger der »myogenen« Theorie der Herztätigkeit, daß die Erregung unmittelbar von Muskelzelle zu Muskelzelle, ohne Mitbeteiligung der Nerven, geleitet wird, erweist sich als falsch«. Rywosch behandelt den Rhythmus des Heteropodenherzens. Er führt aus, daß nach Füllung des Vorhofs die Systole desselben sehr schnell vor sich geht und daß diese unmittelbar die Diastole des Ventrikels folgen läßt. Die letztere wird durch das Schließen der Atrioventricularklappen beendet. Bei der Diastole der Kammer soll die Vorhofsklappe geöffnet, die Aortenklappe dagegen geschlossen sein. Es findet also ein abwechselndes Öffnen und Schließen der beiden Klappen statt. Die Reihenfolge der Kontraktionen stellt er folgendermaßen fest: Anfangs befindet sich die

Vorkammer in Systole und gleichzeitig die Herzkammer in Diastole. Tritt die Vorkammer in die Diastole über, so ist diese für die Herzkammer noch nicht beendet. Es sind also einen ganz kurzen Augenblick Herz und Vorkammer zu gleicher Zeit im Zustand der Diastole. Während die Diastole der Vorkammer weiter fortschreitet setzt die Systole des Ventrikels ein. Diese Reihenfolge soll aber nicht streng eingehalten werden. Rywosch folgert aus seinen Feststellungen, daß das Herz nicht als Druck-, sondern als Saugpumpe wirken soll.

Eingehender dagegen sind die schon oft genannten experimentellen Untersuchungen von Willem und Minne. Wie sie richtig angeben, ist die Kontraktion der Herzmuskulatur an gewissen Stellen besonders stark. Jeder Vorhof kontrahiert sich nach allen drei Richtungen; namentlich aber ist die Verkürzung in der Länge auffallend. Dabei erfahren der hintere sackförmige Zipfel und der vordere abgeplattete Teil des Vorhofs die größte Kontraktion und damit auch die weiteste Verlagerung gegenüber dem Zustande der Diastole. Diese Stellen stärkster Kontraktion hat Grobben als die Rudimente der Vorhofspericardialdrüse angesehen, ein Irrtum, der oben schon berichtigt wurde. Bezüglich der Kontraktion der Herzkammer sagen Willem und Minne »Pour le ventricule les régions qui subissent les déplacements les plus marqués sont les deux portions arrondies latéro-postérieures«. Ferner beobachteten sie bei Cyclas ein Schließen der vorderen Aortenklappe, wenn die Systole der Herzkammer beendet ist. Bei *Unio* stellten sie, wie es Rywosch für die Heteropoden schon angibt, ein automatisches Öffnen bzw. Schließen der Atrioventrikularklappen bei der Diastole bzw. Systole der Vorkammer fest. Diese Beobachtungen ließen sich bei der Größe und Undurchsichtigkeit des Herzens bei *Anodonta* nicht durchführen.

Nach Willem und Minne sollen für die Kontraktion des Herzens auch Druckverhältnisse des Pericards und der Retraktoren in Betracht kommen. Inwieweit diese Angabe auf Richtigkeit beruht, ließ sich nicht einwandfrei feststellen. Rywosch und andere Autoren glaubten annehmen zu müssen, daß das Herz der Mollusken wie eine Saugpumpe wirken soll. Das Blut wird nach dieser Ansicht also aus den Kiemenvenen in die Atrien gezogen. Diese Behauptung erscheint mir aber nach dem anatomischen Bau des Anodontenherzens unwahrscheinlich; denn der Übergang der Atrien von der Systole in die Diastole kann durch die Muskulatur nur zum Teil bewirkt werden. Wenn sich die spärliche Muskulatur des Vorhofs auf ihr Minimum kontrahiert hat, so kann beim Erschlaffen der Muskelzüge gewiß eine Vergrößerung des Vorhof-

lumens eintreten; diese ist aber so gering, daß nur sehr wenig Blut in die Vorkammern eingesogen werden kann. Es ist aber ganz unmöglich, daß die Atrien nun von selbst sich weiter bis zur maximalen Größe, die am Ende der Diastole erreicht wird, ausdehnen können. Da wir keine Muskeln haben, die die Dilatation der Atrien herbeiführen, so kann die Dehnung nur durch das aus den Kiemenvenen einströmende Blut bewirkt werden. Wodurch aber diese konstante Blutzufuhr aus den Kiemen und dem Sinus venosus veranlaßt wird, ließ sich leider nicht ermitteln. Jedenfalls sei erwähnt, daß in dem lacunären Teile des Mantels so gut wie keine Muskulatur vorhanden ist, die etwa einen Blutdruck würde erzeugen können.

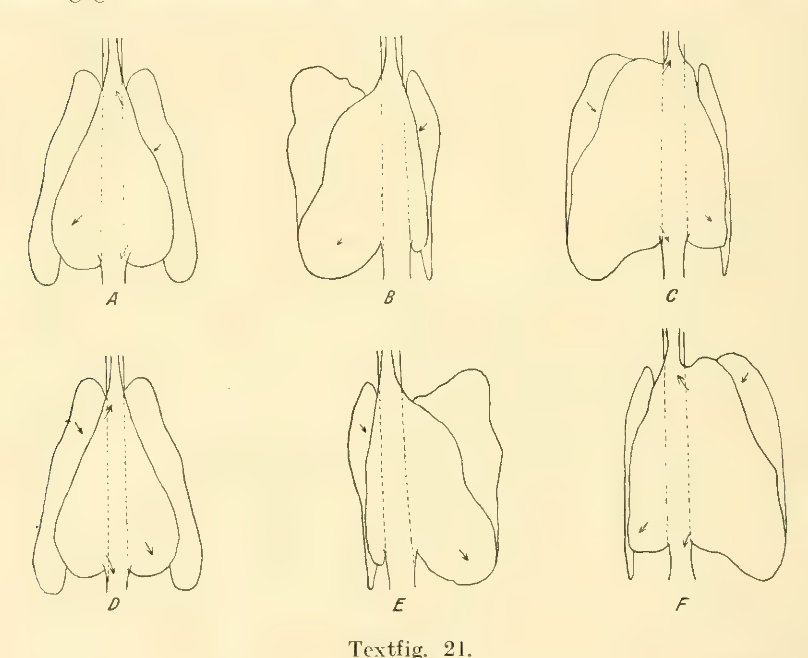
Durch die Kontraktion der Vorhofswand wird das Blut durch die infolge des Blutdruckes sich öffnenden Atrioventricularklappen in den Ventrikel gepumpt (Druckpumpe), der es auf gleiche Weise in den Körper weiterführt.

Wie oben schon bemerkt wurde, ist bei der Kontraktion des Herzens ein bestimmter Rhythmus zu konstatieren. Zuweilen treten auch Unregelmäßgikeiten auf, indem Diastole und Systole einander stören. Nach 4—5 Pulsationen aber regelt sich dies allmählich, um schließlich wieder ganz normal zu werden. Hierbei funktioniert dann der nach seinem Bau als einkammerig anzusehende Ventrikel durchaus so, als wenn zwei getrennte Herzkammern vorhanden wären. Die Trennung in einen rechten und linken Teile ist durch die Richtung des Darmkanals gegeben. Der dorsal des Darmes gelegene Abschnitt der Herzwand dehnt sich nicht. Nur die seitlich des Darmes gelegenen Säcke des Ventrikels treten in Pulsation. Die Reihenfolge der Diastole und Systole ist aus dem Schema der Textfig. 21 ersichtlich. Schema *A* stellt einen Gleichgewichtszustand zwischen Herz und Vorkammern dar. Der Darm ist punktiert eingezeichnet. Der linke Teil der Herzkammer tritt in Diastole, indem der in zunehmender Systole befindliche rechte Vorhof sein Blut unter dem Darm hindurch in den linken Ventrikelabschnitt pumpt. Die rechte Hälte der Herzkammer zeigt ein entgegengesetztes Verhalten. Sie kontrahiert sich und treibt das Blut in die Aorten. Dabei dringt das Blut, das nicht durch die Aorten abfließt, auf die andere Seite des Ventrikels, wo es als Stoß deutlich sichtbar ist. Gleichzeitig ist der linke Vorhof in Diastole begriffen.

Die Strömungsrichtung des Blutes ist durch Pfeile angegeben. Sie trat bei allen Versuchen mit derselben Konstanz auf. Diese Richtung ermittelte ich dadurch, daß ich mittels einer Injektionsspritze mit sehr feiner Kanüle Zinnoberteilchen, die in physiologischer Kochsalzlösung

suspendiert waren, in einen Vorhof brachte. Durch diesen oft wiederholten Versuch ließ sich dann die Blutwelle deutlich verfolgen.

Das Schema *B* zeigt das Ende der Systole der rechten Herz- und Vorkammer. Wir sehen, daß die Diastole der linken Seite ihr Maximum erst erreicht, wenn die rechte Seite eben in den Zustand der Diastole übergegangen ist (Schema *C*). Die rechte und linke Seite kontrahieren und dilatieren sich wechselseitig; dabei sind die Kontraktionsphasen etwas gegeneinander verschoben. Bei dem weiteren Verlauf der Pulsa-



Textfig. 21.
Schemen zur Veranschaulichung der Kontraktion des Herzens und des Vorhofs.

tion, der durch die Schemata *D* bis *F* veranschaulicht wird, sind die Kontraktionen der rechten gegen die linke Seite entsprechend vertauscht; die Bilder *D*—*F* sind somit Spiegelbilder zu den Schemata *A*—*C*. — Das Eintreten der Diastole bzw. Systole der Herzkammer und des Vorhofs ist für deren einzelne Teile auch wieder verschieden. In Schema *B* sehen wir, daß zunächst der hintere Zipfel des linken Ventrikelteiles dilatiert wird. Erst hiernach dehnt sich dann auch der vordere Abschnitt. Dasselbe Verhalten zeigen auch die Vorhöfe, wie es aus den verschiedenen Schemata ersichtlich ist.

Die beschriebene Erscheinung, daß das eine Atrium sich in Diastole, das andere dagegen zu gleicher Zeit in Systole befindet, erhellt auch

aus der Textfig. 4 von FERNAU. In dieser Figur ist auch der aus meinem Schema *B* zu entnehmende Kontraktionszustand der Herzkammerteile zu ersehen. Eine weitere indirekte Bestätigung des rhythmischen Pulsierens ergibt sich auch aus den verschiedenen Abbildungen von WILLEM und MINNE.

Was die Zahl der Pulsschläge anbetrifft, so ist diese, wie die beiden letztgenannten Autoren schon angeben, von der Temperatur des Wassers, in dem die Anodonten aufbewahrt werden, abhängig. Die Zunahme der Pulsschläge mit zunehmender Temperatur des Wassers wurde auch bei *Helix* von BIEDERMANN, be *Aplysia* von SCHOENLEIN, bei *Mya* und *Helix* von YUNG und bei Heteropoden von RYWOSCH konstatiert. Der letztere gibt für junge Tiere eine höhere Pulszahl als für ältere an. Im Mittel will er 48 Schläge in der Minute festgestellt haben. RAY LANKESTER berücksichtigt die Temperatur nicht, gibt aber für *Anodonta* 6 Pulsationen an. RANSOM findet bei *Octopus* 28 Schläge. WILLEM und MINNE haben für *Anodonta* eingehende Versuche bei verschiedenen Temperaturen gemacht. Sie geben folgende Zahlen an:

bei 15° in der Minute 3 Pulsationen,
bei 20° in der Minute $5^1/_2$ «
bei 30° in der Minute 6 «
bei 40° in der Minute $17^1/_2$ «

Die von mir untersuchten Tiere zeigten, wenn sie in fließendem Leitungswasser im Aquarium gehalten wurden, durchschnittlich 7—8 Schläge. Bei Öffnung des Herzbeutels nimmt die Zahl der Pulsation zu. Im Winter hatten die Tiere in der Freiheit nur 2—3 Schläge in der Minute. Brachte man sie aus dem Freien in ein warmes Zimmer, so stieg die Zahl mit der Erwärmung des Wassers zusehends. Schon nach 10 Minuten war die Zahl auf 6 gestiegen. Diese Pulszahlen für die niederen Temperaturen reihen sich also gut in die von WILLEM und MINNE für höhere Wassertemperaturen angegebenen Daten ein.

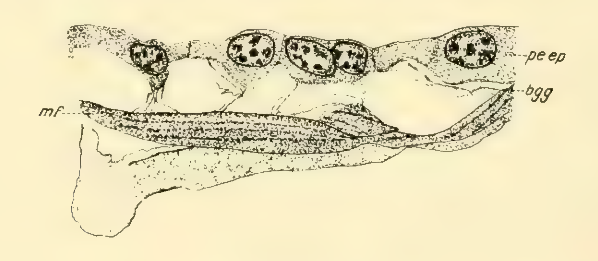
E. Histologie des Herzens und des Pericards.

I. Das Bindegewebe und das Perimysium des Herzens.

Wie sich aus der Funktion des Herzens von selbst ergibt, muß das Bindegewebe gegenüber der Muskulatur bedeutend zurücktreten. Es beschränkt sich vorzugsweise auf eine Umhüllung der Muskelfasern und auf eine bindegewebige Grenzschicht, die das Pericardepithel von der direkten Umspülung durch das Blut des Herzens abschließt. An den mit MALLORYschem Farbengemisch gefärbten Präparaten erkennt

man leicht unter dem viszeralen Pericardepithel eine dünne blau gefärbte Schicht von Gewebe, das als Bindegewebe anzusprechen ist. Nach WETEKAMP zieht sich eine derartige Bindegewebsschicht überall bei *Anodonta* unter den Epithelien hin.

Die Dicke dieser Schicht hängt natürlich von dem Kontraktionszustande des Herzens ab; bei der Diastole des Herzens ist sie nur sehr schwer zu erkennen. — Die Grenzschicht wird von C. K. SCHNEIDER als eine »äußerst zarte Grenzlamelle« bezeichnet. LOZINSKY beschreibt unter dem Pericardepithel eine »subpericardiale Bindegewebsschicht«, die er auch in seinen Textfig. 5 und 6 abbildet. Ich muß jedoch hinzufügen, daß ich eine so starke Ausbildung dieser Schicht niemals angetroffen habe. In meiner Textfig. 22 erkennen wir unter dem Pericard-



Textfig. 22.

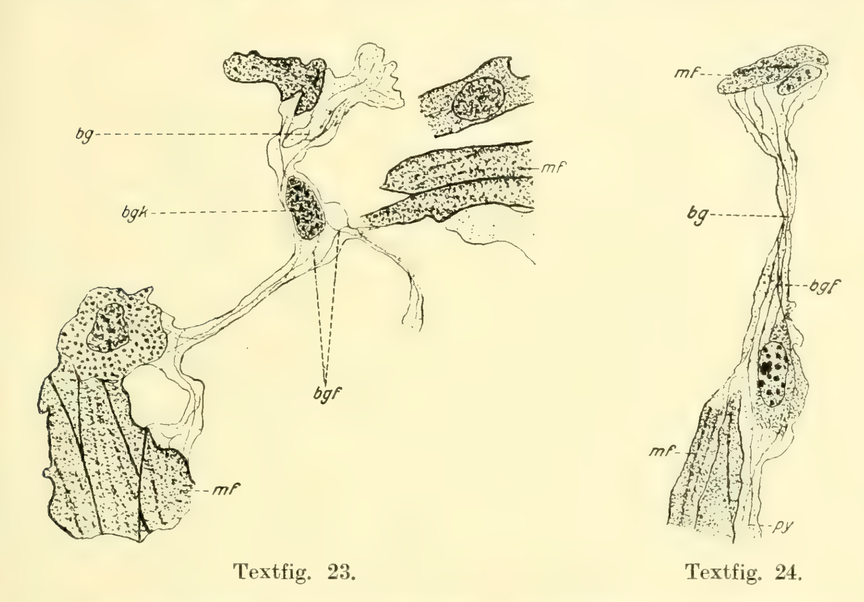
Querschnitt durch das viszerale Pericardepithel. *pe ep*, Pericardepithel; *bgg*, bindegewebige Grenzschicht; *mf*, Muskelfaser. 880 fach vergr.

epithel (*peep*) auch nur stellenweise einen bindegewebigen Belag, in dem wenige Fibrillen verlaufen. Von dieser bindegewebigen Grenzschicht (*bgg*) aus erstrecken sich nun feine Stränge in das Herzlumen, die an der anderen Stelle sich an die Muskelfasern (*mf*) ansetzen und so das Pericardepithel mit der Herzmuskulatur befestigen (Textfig. 22).

Auch im Herzinnern lassen sich Verbindungsbrücken bindegewebiger Natur, die, wie die Textfig. 23 u. 24 zeigen, sich von einer Muskelfaser (*mf*) zur andern herüber spannen. Ihr Vorkommen ist nicht sehr häufig. Dieses Bindegewebe (*bg*) erscheint ziemlich homogen. In ihm lassen sich einige Bindegewebsfibrillen (*bgf*) erkennen, die meist in der Richtung des Stranges verlaufen. LOZINSKY schreibt dem Bindegewebe im Herzen der Lamellibranchier »im allgemeinen einen faserigen Bau« zu. Weiter sagt er: »Es kommen im Bindegewebe stellenweise auch deutlichere Fasern zum Vorschein; . . . . . . die in der Grundsubstanz eingelagerten Fäserchen sind oft so fein, daß sie selbst bei Anwendung der stärksten Immersionssysteme nur schwer zu sehen sind«.

Die Kerne des Bindegewebes sind äußerst selten auzutreffen. In den meisten Fällen ist es sehr schwierig, ja zum Teil ganz unmöglich, sie von Kernen der Lymphozyten zu unterscheiden. Die Kerne haben eine ovale Gestalt und erscheinen ziemlich chromatinreich.

Im Herzen von *Arca* beschreibt THEILER körnige Bindegewebszellen, die viereckig oder rautenförmig erscheinen und deren Ecken ausgezogen sind. Diese Zellen hält THEILER für die Plasmazellen BROCKS und demnach für LANGERsche Blasen. Diese Annahme erscheint jedoch



Textfig. 23. Textfig. 24.

Schnitt durch Bindegewebszellen zwischen Muskelfasern. *bg*, Bindegewebe; *bgk*, Bindegewebskern; *bgf*, Bindegewebsfibrillen; *mf*, Muskelfasern. 1100fach vergr.

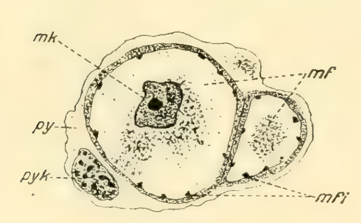
kaum gerechtfertigt, da LANGERsche Blasen mit Sicherheit nicht im Herzen vorkommen. Vielmehr halte ich es für möglich, daß hier eine Verwechselung mit Lymphocyten oder den später noch zu besprechenden konkrementführenden Zellen stattgefunden hat. In gleichem Sinne ist wohl auch dieselbe Angabe von BERGH für die Pulmonaten zu deuten.

Als zweite Art von Bindegewebszellen führt THEILER Zellen an, die mit langen Ausläufern versehen sind. »Der eigentliche Zellkörper ist nur schwach ausgebildet; er besteht außer dem Kerne nur aus ganz wenig Protoplasma«. Diese Zellen habe ich bei *Anodonta* nicht aufgefunden. Doch halte ich ihr Vorkommen nicht für ausgeschlossen. Ich spreche sie als embryonale Bindegewebszellen an, durch deren weitere Differenzierung später Fibrillen und Grundsubstanz entstehen.

Das Netzwerk von körnigem Protoplasma mit langen dünnen Fäden, in dem THEILER keine Kerne finden konnte, dürfte sich wohl auf abgeschnittene Ausläufer von Bindegewebssträngen bzw. von solchen des gleich zu besprechenden Perimysiums zurückführen lassen. — Ein ähnliches Protoplasmanetz wird von GROBBEN im Bulbus arteriosus von *Venus verrucosa* beschrieben. Der Verfasser deutet, ebenfalls wie THEILER, dies Netzwerk von miteinander anastomosierenden Zellen als ein Bindegewebe wie es von BROCK bei Mollusken beschrieben ist. Dieser Vergleich mit den BROCKschen Plasmazellen ist aber hinfällig, da wir im Herzen, wie schon gesagt, keine solche Zellen (LANGERsche Blasen) haben.

Perimysium.

Die größte Verbreitung des Bindegewebes im Herzen findet sich als Umhüllungen der einzelnen Muskelfasern, was schon von LOZINSKY für sämtliche Herzmuskelfasern angegeben wird. Wir haben es hier mit dem Perimysium zu tun, das von BRÜCK und WETEKAMP als bindegewebige Hülle der Muskelfasern in allen Teilen des Anodontenkörpers festgestellt ist. An Querschnitten sehen wir, wie Fig. 25 zeigt, daß die Muskelfasern von dem Perimysium (*py*) vollkommen umschlossen sind und daß auch oft mehrere Muskelfasern (*mkf*) zu Bündeln vereinigt sind. Diese Tatsache wird von WETEKAMP auch angegeben. Die entsprechende Feststellung machten GROBBEN an Muskelfasern von Cytherea chione und Venus verrucosa, LIST bei *Mytilus* und MARCEAU bei verschiedenen Mollusken. Die meisten der früheren Autoren jedoch haben das Perimysium nicht beachtet. Einige beschreiben es als echtes Sarcolemma, andere verwechselten die Kerne des Perimysiums mit denen der Muskelfaser. Einen solchen Irrtum hat z. B. schon BRÜCK für die Arbeit von MARCEAU aus dem Jahre 1905 festgestellt.

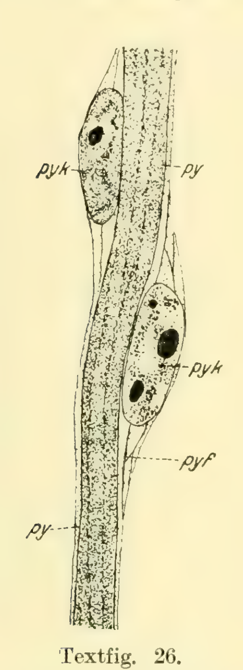


Textfig. 25.

Querschnitt durch Muskelbündel. *mf*, Muskelfasern; *mfi*, Muskelfibrillen; *mk*, Muskelkern; *py*, Perimysium; *pyk*, Perimysiumkern. 800fach vergr.

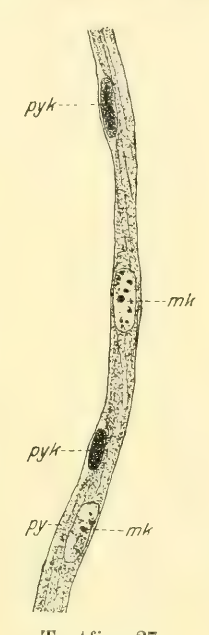
Die die Muskelfasern umschließende bindegewebige Hülle ist gegenüber der Muskelfaser nur sehr fein, was besonders in den Textfig. 26, 27 und 30 zum Ausdruck kommt. Nur dort wo die Kerne (*pyk*) in das Perimysium eingelagert sind, verbreitert sich dasselbe und nimmt dann eine ziemliche Dicke an (Textfig. 25—27). Im Perimysium lassen sich vereinzelt Fibrillen (*pyf*) erkennen.

Diese folgen im allgemeinen in ihrem Laufe der Richtung der Muskelfaser. Zuweilen gehen auch die Fibrillen ineinander über (Textfig. 26). Diese Fibrillen sind nach den Untersuchungen von WETEKAMP wohl zum Teil auch als elastische Fasern anzusprechen. Das letztere erhellt auch daraus, daß an einem kontrahierten Muskel, wie Textfig. 30 angibt, das Perimysium sich in Falten legt. — Während die Muskelkerne (*mk*) mehr eine längliche Gestalt haben, zeigen die Perimysiumkerne



Textfig. 26.

Längsschnitt durch Herzmuskelfaser (schematisch) mit Perimysium. *py*, Perimysium; *pyk*, Perimysiumkern; *pyf*, Perimysiumfibrillen. 1670fach vergr.



Textfig. 27.

Längsschnitt durch Herzmuskelfaser. *py*, Perimysium; *pyk*, Perimysiumkerne; *mk*, Muskelkerne. 667fach vergr.

(*pyk*) eine ovale Form. Sie unterscheiden sich auch der Größe nach. Die Kerne des Perimysiums sind die kleineren (Textfig. 27). Gegenüber den Kernen der Muskulatur sind die des Perimysiums ziemlich chromatinreich. Das Chromatin ist entweder über den ganzen Kern fein verteilt (Textfig. 25 u. 27) oder aber zu größeren Komplexen verdichtet (Textfig. 26).

An das Perimysium setzen sich die die einzelnen Muskelfasern verbindenden Bindegewebsstränge an. Sie gehen kontinuierlich in das Perimysium über. In Textfig. 24 sehen wir wie die Fibrillen des Perimysiums deutlich sich in die des Bindegewebsstranges fortsetzen.

Außer diesem die Muskelfasern umkleidenden Bindegewebe, dem echten Perimysium, haben wir noch die Bindegewebsstränge mit großen längsverlaufenden Fibrillen. (Textfig. 23 u. 24). Außerdem findet sich noch ein Bindegewebe, das sich auf größere Flächen ausdehnt, um die Muskelfasern zu stärkeren flachen Bündeln, die wir im morphologischen Teil als Muskelbalken kennen gelernt hatten, zu vereinigen. Dieses Bindegewebe zeichnet sich dadurch aus, daß es bei großer Ausdehnung verhältnismäßig wenig Kerne aufweist. In Textfig. 31 sehen wir einen solchen Perimysiumkern (*pyk*). Ferner hat dies Bindegewebe (*bg*) eine charakteristische Struktur; wie Textfig. 31 zeigt, findet sich eine deutliche polygonale Felderung. Diese kommt dadurch zustande, daß in den Kanten der Polygone stark lichtbrechende Fibrillen (*pyf*) verlaufen. Diese sind meist von protoplasmatischen feinen Körnchen begleitet, während das Innere der Felder homogen erscheint. Dieses polygonale Netzwerk von Bindegewebsfibrillen ist besonders deutlich an flächenhaft angeschnittenem Perimysium zu erkennen, wie es in Textfig. 31 dargestellt ist. Ein ähnliches Bindegewebe bildet Wetekamp in Textfig. 36 ab aus einem andern Teil des Körpers der *Anodonta*.

Zwischen den einzelnen Muskelfasern sind in diesem Bindegewebe noch zahlreiche Blutkörperchen (*bk*) anzutreffen, wie es Textfig. 31 zeigt. Diese liegen oft so charakteristisch zwischen dem Bindegewebe, daß sie zuweilen schwer von dessen Kernen zu unterscheiden sind. Auf diese Erscheinung ist auch die Tatsache zurückzuführen, daß oft Verwechselungen zwischen Bindegewebe und größeren Komplexen von Blutkörperchen bzw. konkrementführenden Zellen stattgefunden haben.

II. Die Muskulatur des Herzens.

1. Die Struktur der Herzmuskelfibrillen.

Die Untersuchung der Histologie der Herzmuskelfasern stand im engen Zusammenhang mit dem histologischen Abschnitt der Arbeit von Brück. Es soll daher nur ein kurzer Abriß über die Struktur der Herzmuskelfasern gegeben werden. Dies rechtfertigt sich umsomehr, da meine Untersuchungen zur gleichen Zeit und zum Teil auch am selben Material von *Anodonta* (14, 18, 22 mm lange Muscheln) mittels derselben Methoden durchgeführt wurden. Beide Arbeiten haben auch zu denselben Befunden geführt. Die hier in Betracht zu ziehende Literatur ist von Brück bereits eingehend zusammengestellt und besprochen worden. Es erübrigt sich daher nochmals darauf einzugehen, zumal nichts nachzutragen ist. An dieser Stelle wird es nötig sein, nur auf einige Arbeiten hinzuweisen.

Eingehend mit der Histologie des Herzens befassen sich Marceau, Vigier, Vigier und Vlès und Lozinsky. Die genannten Autoren beschreiben die Herzmuskelfasern als langegestreckte Zylinder, an denen sich mehrere Schichten unterscheiden lassen. Die innerste der Schichten bildet die sogenannte »Achsenschicht«. Sie besteht, wie wir aus Textfig. 25 sehen können, aus dem körnigen Sarcoplasma, das auch die Kerne enthält. Diese protoplasmatische Achse ist umgeben von einem Zylinder aus fast homogenen Plasma. In dieser Schicht verlaufen auch die gleich näher zu besprechenden Muskelfibrillen (*mfi*). Sie sind im Querschnitt getroffen als feine Punkte in Textfig. 25 deutlich erkennbar. Gegenüber der von Brück und den oben genannten Autoren beobachteten peripheren Lage der Muskelfibrillen nimmt Apathy eine Anordnung an, nach der sie bündelweise vereinigt sind. Die dritte Schicht bildet dann das uns schon bekannte Perimysium. Diese äußere bindegewebige Schicht wird von den Autoren als »Rindenschicht« bezeichnet, zuweilen fälschlicher Weise auch als Sarcolemma; der inneren Schicht geben sie den Namen »Marksubstanz«.

Trotz der vielen Übereinstimmungen, die die Arbeiten der oben genannten Autoren aufweisen, zeigen sich jedoch in einem Punkte weitgehende Unterschiede; und zwar handelt es sich hier um die Struktur der Muskelfibrillen. Die Streitfrage lautet: ist die Struktur der Herzmuskelfibrillen homogen oder heterogen. — Wie Brück schon nachgewiesen hat, sind die meist älteren Behauptungen über das Vorkommen von echt quergestreifter Muskulatur oft widerlegt worden, und es erübrigt sich infolgedessen, auf diese Frage wieder einzugehen. Auch die aus neuester Zeit stammende Arbeit von Lozinsky kann bezüglich der Fibrillenfrage hier übergangen werden. Der Verfasser will einen homogenen, kontraktilen Zylinder festgestellt haben, während er über die Fibrillen nichts zu sagen weiß. Seine Bilder und die daraus gezogenen Schlüsse sind darauf zurückzuführen, daß seine Präparate wohl stark überfärbt sind (Vgl. Brück, S. 609).

Es mag auf den ersten Blick überraschend sein, daß die verschiedenen Forscher zu grundverschiedenen Resultaten kommen, indem die einen homogene (Lozinsky), die andern am selben Objekt heterogene Fibrillen (Marceau, Vigier und Vlès) feststellten. Es lag daher nahe, gerade auf diesen Punkt bei der histologischen Untersuchung das Hauptgewicht zu legen.

Von vornherein ist festzustellen, daß die Strukturverhältnisse der Herzmuskeln weitgehende Übereinstimmung mit jenen der Schließmuskeln zeigen. Wie Brück schon mitteilt, besitzen junge Anodonten

in ihren Adduktoren ausschließlich homogene Fibrillen. Erst bei einer bestimmten Größe der Teichmuschel treten die spiraliggestreiften Muskelfasern mit heterogenen Fibrillen auf. Meine unter denselben Gesichtspunkten durchgeführten Untersuchungen an denselben Objekten ergaben durchaus ein gleiches Resultat.

Eine *Anodonta* von 14 mm Länge und eine solche von 18 mm weist, wie die Textfig. 28, 29, 30 zeigen, nur homogene Fibrillen auf. Bei einem



Textfig. 28.

Schnitt durch die Herzmuskulatur mit homogenen Fibrillen einer 14 mm langen Anodonta. *pla*, Plastosomen. 268fach vergr.

Exemplar von 22 mm, das im Schließmuskel die Entstehung von heterogenen Fibrillen erkennen läßt, sind im Herzen die Muskelfasern auch schon mit heterogenen Fibrillen versehen, wie wir es aus den Textfig. 32, 33, 34 ersehen. Es hält also die Umbildung der homogenen Fibrillen in heterogene in den Adduktoren und im Herzen gleichmäßig Schritt. Bei größeren und vollkommen ausgewachsenen Tieren finden wir nur gut ausgebildete heterogene Fibrillen. So ergibt also das Studium

verschieden großer Anodonten eine einfache Lösung dieser erst so schwierig scheinenden Frage, und somit erklären sich auch die Widersprüche zwischen den verschiedensten Arbeiten; diese sind nur scheinbare, da die Autoren auf das Alter und die Größe der untersuchten Objekte kein Gewicht gelegt haben.

Eine eigenartige, interessante Beobachtung machten VIGIER und VLÈS bei der Untersuchung des Herzens von *Chiton*, indem sie homogene, einfach heterogene und auch zum echt quergestreiften Typ gehörige Fibrillen nebeneinander bei demselben Objekt feststellten. Nach den angegebenen Befunden über die Umbildung der homogenen Fibrillen in heterogene dürfte der Erklärungsversuch von BRÜCK, daß VIGIER und VLÈS nur Umbildungsstadien auf dem Wege zur Ausbildung der quergestreiften Muskulatur vor sich hatten, durchaus angebracht und durch meine Ergebnisse der Herzmuskulatur wesentlich gestützt sein.

2. Die Entstehung, Ausbildung und Umbildung der Herzmuskelfibrillen.

Nachdem wir uns so über die wichtige Frage der Fibrillenstruktur orientiert haben, mag nun in etwas eingehender Form die Entstehung und Ausbildung der homogenen Fibrillen und ihre Umwandlung in heterogene Fibrillen untersucht werden. Wie wir schon oben feststellten und wie es die Textfig. 28, 29, 30 zeigten, sind die Fibrillen bei jungen Tieren (14 mm lang) stets homogen.

Welch eigenartiges Geflecht und welchen charakteristischen Bau die einzelnen Balken dabei aufweisen, zeigt Textfig. 28 wohl zur Genüge. Besonders hervorzuheben ist die Tatsache, daß die Herzmuskulatur entschieden protoplasmareich ist, daß sie also verhältnismäßig wenig Fibrillen enthält.

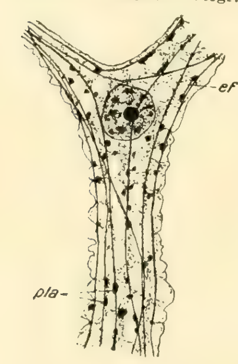
Ferner sind die Zellen in eigenartiger Weise abgeplattet und miteinander verflochten. Charakteristisch ist auch die Art ihrer Verästelung (vgl. Textfig. 28). Weiterhin wäre über die Struktur der Zellen zu sagen, daß sie, wie im vorigen Abschnitt schon angeführt wurde, eine central gelegene, meist stark körnige Protoplasmaachse besitzen, die in ihrem Innern meist die Kerne birgt (Textfig. 25 u. 30). Wie Textfig. 25 zeigt, findet sich um die centrale Achse ein mehr hyalines Plasma, in das die wenigen Fibrillen (*mf*) eingebettet sind. Gerade die äußerste Partie dieses homogenen Plasmas hat die Eigenschaft sich intensiv zu färben; doch erkennt man bei guter Differenzierung deutlich darin die einzelnen Fibrillen (Textfig. 25). Im allgemeinen sind die Fibrillen mehr oder weniger parallel der Längsachse der Faser angeordnet; auf den Textfig. 28, 31, 32 erkennen wir jedoch schon, daß eine schwache

Andeutung von langen Spiralen sich nachweisen läßt. Die Deutlichkeit dieser Spiralen erhöht sich natürlich, wenn die Muskeln im kontrahierten Zustande fixiert sind. Über die Struktur des Plasmas wäre ferner zu bemerken, daß es gewöhnlich aus großmaschigen Waben aufgebaut erscheint (vgl. Textfig. 29, 30, 31, 33, 34). Nach Konservierung mit Sublimatgemischen erscheinen die Muskeln sehr hell und die Waben fast leer, wie es in den Textfig. 31, 33, 34 ersichtlich ist, während nach Konservierung mit Osmiumgemischen zwar die Waben erhalten bleiben, aber die Körnchen des Plasmas auch innerhalb dieser Waben deutlich zu erkennen sind.



Textfig. 29.
Längsschnitt durch eine Muskelfaser mit homogenen Fibrillen einer 14 mm langen Anodonta. *pla*, Plastosomen; *ef*, entstehende Fibrillen. 888 fach vergr.

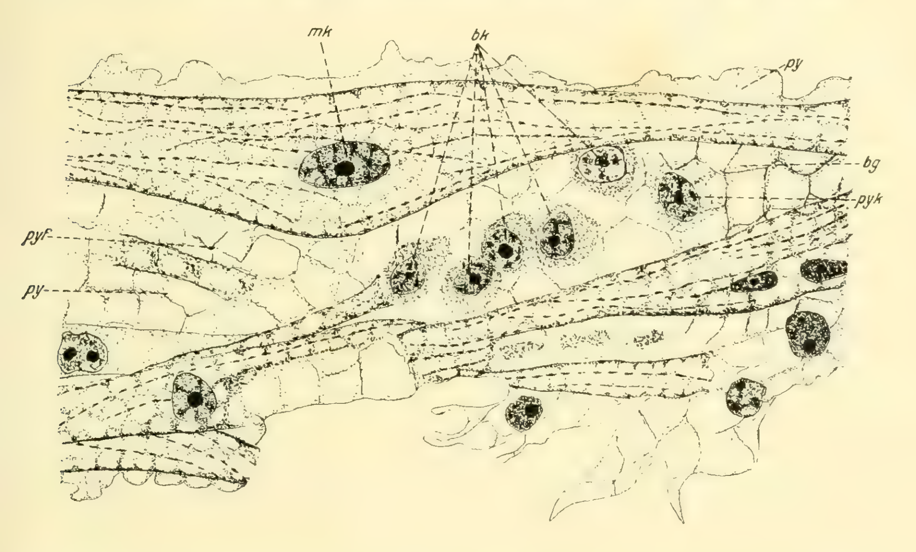
Da das 14 mm lange Exemplar mit FLEMMINGS starkem Gemisch konserviert und nach dem von BENDA angegebenen Verfahren gefärbt war, so war die Gelegenheit geboten, den Zusammenhang zwischen Plastosomen und Muskelfibrillen zu studieren. Wie die Textfig. 28, 29, 30 erkennen lassen, besitzen die Plastosomen (*pla*) meist eine körnchenförmige Struktur. Die homogenen Fibrillen sind durch das Kristallviolett intensiv gefärbt und weisen eine nicht zu große Dicke auf. Die Plastosomen sind tief violett gefärbt, während die nicht plastosomatischen Elemente, das ist Kern und Cytoplasma, einen rotbraunen Ton haben. Ein Blick auf die Textfig. 29 u. 30 zeigt, daß die körnchenförmigen selten länglichen Plastosomen sich mit Vorliebe in der Nähe der Fibrillen finden. Im rechten oberen Ast auf Textfig. 30, sowie unterhalb des Kernes in Textfig. 29 erkennen wir feine dunkel gefärbte Fäden, die einige Plastosomen miteinander verbinden. Ein Vergleich mit den von BRÜCK gegebenen Textfig. 62—66 lehrt, daß wir es hier mit entstehenden Fibrillen (*ef*) zu tun haben. Die von MEVES und DUESBERG über die Entstehung der Fibrillen der quergestreiften Muskulatur aus Plastosomen gemachten Angaben finden auch hier im Herzen eine Bestätigung. Die außerordentliche Klarheit der protoplasmareichen



Textfig. 30.
Längsschnitt durch eine sich dichotomisch verzweigende Muskelfaser mit homogenen Fibrillen einer 14 mm langen Anodonta. *pla*, Plastosomen; *ef*, entstehende Fibrillen. 888 fach vergr.

Herzmuskulatur gestattet auch den zum Teil recht eigenartigen Verlauf der Fibrillen an den Verzweigungsstellen zu studieren (vgl. Fig. 28 u. 30). — Obgleich das Kristallviolett eine hervorragende Fibrillenfärbung gibt, so läßt sich in den Muskeln der 14 mm langen *Anodonta* noch keine Andeutung einer heterogenen Fibrillenstruktur erkennen. Wir müssen also zweifellos der *Anodonta* in dieser Größe nur homogene Fibrillen zuschreiben.

Die nächste zur Untersuchung benutzte Teichmuschel maß 22 mm. Die Schnitte waren nach HEIDENHAIN gefärbt. Infolge der Konser-



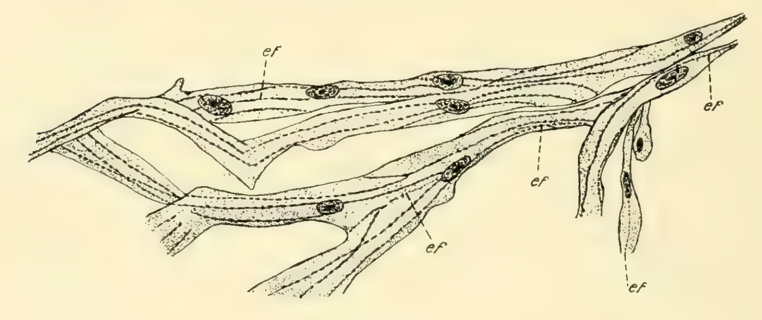
Textfig. 31.

Längsschnitt durch Herzmuskelfasern mit heterogenen Fibrillen einer ausgewachsenen Anodonta. *mk*, Muskelkern; *bk*, Blutkörperchen; *bg*, Bindegewebe; *pyk*, Perimysiumkern; *pyf*, Perimysiumfibrillen; *py*, Perimysium. 888fach vergr.

vierung mit Sublimateisessig sind bei diesem Exemplar die Plastosomen nicht zu erkennen. Außerdem sind aus denselben viele Stoffe herausgelöst, so daß die Zellen sehr durchsichtig erscheinen. Die Fibrillen weisen meist eine typische heterogene Struktur auf, d. h. sie bestehen aus abwechselnd hell und dunkel gefärbten Abschnitten. Im allgemeinen verlaufen die Fibrillen in den Kanten der Plasmawaben. Oft sind sie durch einen mehr oder weniger starken Mantel von feinen Körnchen umhüllt. In diesem Falle ist dann meist die heterogene Struktur noch nicht sehr deutlich ausgeprägt. Wir haben es dann mit enstehenden oder sich umbildenden Fibrillen zu tun. Zu gleicher Zeit ist auch das Plasma dann sehr körnchenreich. Nach vollendeter

Anlage bzw. Umbildung der Fibrillen sind die Körnchen verschwunden. Derartige sich umbildende Fibrillen (*ef*) zeigen die Textfig. 32 und 34. Was diese Verhältnisse weiter anbetrifft, so will ich mich darauf beschränken, auf die Untersuchungen von BRÜCK hinzuweisen, nach denen dies im Zustande der Umbildung begriffene Stellen der Fibrillen sind. Es haben sich also die homogenen Fibrillen bei diesem 22 mm langen Tier gerade in heterogene umgebildet. Da die Fibrillen in nicht zu großer Zahl vorhanden sind, so kann man recht leicht die Verzweigung und die Anastomosen der einzelnen Fibrillen verfolgen (vgl. Textfig. 34).

Bei ausgewachsenen Tieren finden wir ganz ähnliche Bilder, wie es die Textfig. 31 u. 33 erkennen lassen. Die wabenförmige Struktur des Plasmas tritt recht deutlich hervor; die Anzahl der Fibrillen hat



Textfig. 32.

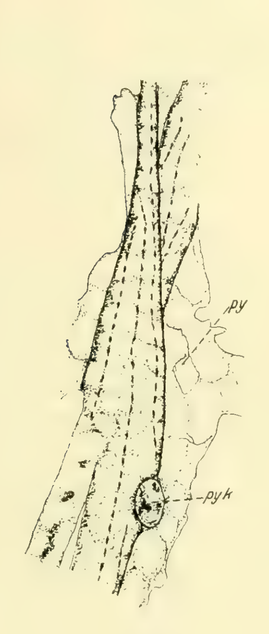
Längsschnitt durch Muskelfasern mit z. T. entstehenden heterogenen Fibrillen einer ausgewachsenen Anodonta. *ef*, entstehende Fibrilien. 320 fach vergr.

sich vermehrt. Die Fibrillen sind jetzt nur heterogen gebaut. Wie Textfig. 33 zeigt, verlaufen sie in ganz lang gedehnten Spiralen. Diese sind zum Teil auch in Textfig. 31 zu sehen. In dieser treten auch die Anastomosen der Fibrillen recht klar zutage; die die Fibrillen begleitenden Granulareihen, die wir bei den Bildern von den jüngeren Tieren kennen gelernt hatten, finden sich bei den ausgewachsenen Exemplaren nicht mehr, da die Fibrillenumwandlung schon beendet ist. Die Textfig. 31 und 33 demonstrieren ebenfalls, wie die Muskelfasern durch breite bindegewebige Massen von polygonalem Bau zusammengehalten werden.

Zwischen den einzelnen Muskelfasern liegen oft Blutkörperchen oder auch Kerne des Bindegewebes. Ein solcher ist in Textfig. 33 enthalten. Die Bindegewebskerne unterscheiden sich in der Hauptsache durch ihre Chromatinstruktur von den Muskelkernen. Im allgemeinen sind die letzteren sehr dunkel gefärbt. Außer einem Nucleolus weisen sie vielfach große Chromatinschollen und -brocken auf. Ein

typischer Muskelkern (*mk*) findet sich in der oberen Zelle der Textfig. 31. In Textfig. 33 erkennen wir die Erscheinung, daß ein Perimysiumkern in einer muldenförmigen Vertiefung der Muskelzelle liegt.

Aus dem ganzen Zusammenhang ist wohl zur Genüge hervorgegangen, daß wir bei jungen Anodonten tatsächlich nur homogene



Textfig. 33.

Heterogene Fibrillen einer im Längsschnitt getroffenen Herzmuskelfaser einer ausgewachsenen Anodonta. *py*, Perimysium; *pyk*, Perimysiumkern. 880 fach vergr.



Textfig. 34.

Heterogene Fibrillen einer im Längsschnitt getroffenen Herzmuskelfaser einer ausgewachsenen Anodonta. *ef*, entsehende Fibrillen. 1114 fach vergr.

Fibrillen, bei älteren dagegen nur heterogene Fibrillen antreffen; die Umwandlung der Fibrillen vollzieht sich etwa bei einem Exemplar von 1,5—2 cm Länge.

Während die bisherigen Untersuchungen ausschließlich an der Muskulatur der äußeren Herzwand durchgeführt wurden, müssen wir nun noch die innere Herzwand einer besonderen Betrachtung unterziehen. Die typische Struktur, die der äußeren Herzwand zukommt, ist ungefähr bis zu dem Punkte x in der Textfig. 7 zu verfolgen. — Die innere Herzwand färbt sich sehr schwach, während die unmittelbar darunterliegende Darmmuskularis und die äußere Herzwand sehr

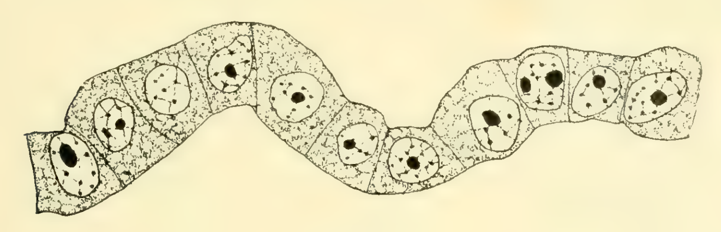
dunkel gefärbt erscheinen. Die MALLORYfärbungen zeigen, daß in der inneren Herzwand recht viel Bindegewebe vorhanden ist. Demgemäß ist es auch sehr schwer, die zahlreich auftretenden Perimysiumkerne und -Fibrillen von denen der Muskulatur streng zu trennen. Eine eingehende Durchsicht der Präparate aus den verschiedenen Schnittserien zeigte stets nur einen homogenen Bau der Muskelfibrillen. Dieser trat auch in den Schnitten zutage, in denen in der Muskulatur der äußeren Herzwand eine typisch ausgeprägte heterogene Fibrillenstruktur festzustellen war. Der Grund für dies Zurückbleiben in der Entwicklung der Muskelfasern der inneren Herzwand dürfte wohl physiologisch zu erklären sein. Wie im morphologischen Abschnitt schon erwähnt wurde, ist die Herzinnenwand zu keiner bedeutenden Kontraktion fähig, und sie bedarf daher auch nicht der heterogenen Struktur der Fibrillen.

III. Das Epithel des Pericards.

Die Literatur über die Histologie des Pericardepithels ist sehr spärlich; denn nur zwei Arbeiten gehen näher auf diese Frage ein. GROBBEN beschreibt die Pericardialbekleidung des Vorhofs bei verschiedenen Lamellibranchiern. Dagegen geht er ebenso wenig wie LOZINSKY, der auch nur das Epithel der Herzwand studiert hat, auf das parietale Pericardepithel ein. — Ganz allgemein ist das Epithel, das den Herzbeutel auskleidet, als ein einschichtiges anzusehen, dessen Zellen auf der Herzstrecke je nach dem Kontraktionszustand des Herzens eine verschiedene Höhe haben können. Bei *Lithodomus* und *Mytilus* wird von GROBBEN ein bewimpertes Epithel beschrieben. Dem Epithel der meisten andern Formen dagegen schreibt er keine Bewimperung zu. Diese Angabe trifft auch für *Anodonta* zu.

In Textfig. 35 sehen wir einen Schnitt durch das parietale Perikardepithel aus der dorsalen Wand des vordersten Pericardzipfels. An das Epithel würde sich die Pericardialdrüse anschließen, während die andere Seite, in der Zeichnung unten, frei gegen das Lumen des Herz beutels grenzt. Die Höhe der Zellen des parietalen Epithels kann sich nur in geringem Maße ändern, da das unter dem Epithel liegende Gewebe zu keinen starken Kontraktionen befähigt ist, wie es beim Herzen der Fall ist. Es ist in allen Teilen des Herzbeutels ein typisches Pflasterepithel. Die Zellgrenzen sind deutlich zu erkennen Die Kerne sind ziemlich groß, von fast runder Gestalt, und sie weisen neben einem deutlichen Nucleolus ein regemäßiges Chromatingerüst auf. Das körnige Plasma zeigt eine Wabenstruktur.

Das in Textfig. 36 abgebildete Epithel hat ein etwas anderes Aussehen. Die Abbildung stellt einen Schnitt durch das viszerale Epithel des Herzbeutels dar, und zwar liegt die Schnitthöhe im vordersten Teil der Aortenstrecke im Herzen. Die Zellen sind gegenüber denen des parietalen Epithels bedeutend schmäler und höher gebaut. Sie bilden ein charakteristisches Zylinderepithel. Die Aortenwand, der diese



Textfig. 35.

Querschnitt durch das parietale Pericardepithel aus der dorsalen Wand des vordersten Pericardzipfels. 1336 fach vergr.

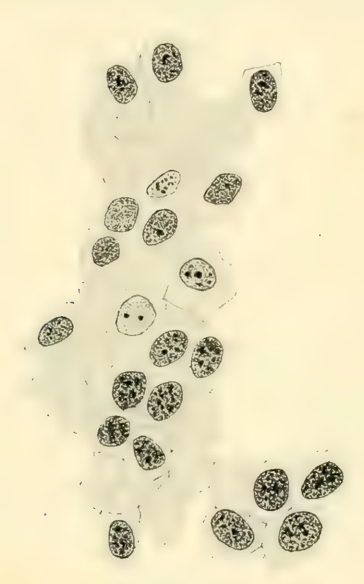


Textfig. 36.

Querschnitt durch das viszerale Pericardepithel aus dem vordersten Zipfel des Pericards. Unter dem Epithel das Bindegewebe der vorderen Aorta. 888 fach vergr.

Epithelzellen aufliegen, ist etwas kontrahiert, wodurch sich das Epithel in hohe Falten legt. Aus diesem Grunde erscheinen hier die Epithelzellen höher, und demzufolge sind auch die Zellkerne mehr in die Länge gezogen. Diese sind von bohnenförmigen Gestalt und lassen ebenfalls einen deutlichen Nucleolus und ein Chromatingerüst erkennen. Das Plasma ist fein gekörnt und zeigt eine schwache Andeutung von Wabenstruktur. Unter dem Epithel liegt das Bindegewebe der Aortenwand, in dem wenige Muskelfasern verlaufen.

Ein Aufsichtsbild des Pericardepithels ist in Textfig. 37 dargestellt. Es ist ein Flächenschnitt durch das Epithel des Vorhofs. Die Zellen sind scharf gegeneinander abgegrenzt und treten deutlich hervor. Wir sehen, daß die Zellen ein eng geschlossenes Polygon darstellen. Die Epithelkerne erscheinen im Querschnitt rund, seltener oval. Sie haben also, wie oben schon gesagt, eine bohnenförmige Gestalt. Die einzelnen Kerne sind mehr oder weniger flach angeschnitten, woraus sich die Verschiedenheit in Größe und Chromatingehalt erklären läßt. Eine Reihe von Zellen ist so flach getroffen, daß die Kerne abgeschnitten sind.



Textfig. 37.
Flächenschnitt durch das Pericardepithel der Atrialwand. 400fach vergr.

Eingehender als von GROBBEN wird die Abhängigkeit der Gestalt der Epithelzellen vom Kontraktionszustande der Herzmuskulatur von LOZINSKY behandelt. Er sagt darüber: »Wenn das Herz sich kontrahiert, nehmen die Pericardialepithelzellen an Höhe zu, und die Zellkerne nehmen zugleich eine runde Gestalt an. Bei stärkerer Kontraktion des Herzens werden die Epithelzellen immer höher und stellen schließlich ein hohes Zylinderepithel dar. Bei hochgradiger Kontraktion legt sich die Herzwand immer in Falten«. Über die Basis der Epithelzellen sagt er: »Alle Epithelzellen entsenden von ihrer Basis aus sehr deutliche Fortsätze, welche sich in der Bindegewebslage verästeln«. Was diese Fortsätze anbelangt, so haben wir diese schon in Textfig. 22 kennen gelernt. LOZINSKY beobachtete schon, daß diese Fortsätze mit abnehmender Kontraktion der Herzmuskulatur immer mehr zurücktreten, um bei voller Ausdehnung des Ventrikels vollständig zu verschwinden. Die einzelnen Phasen von dem Zurücktreten der Epithelfortsätze, die LOZINSKY auch in einer Reihe von Abbildungen festlegt, lassen sich sehr gut verfolgen. Ergänzend muß ich hierzu noch bemerken, daß sich diese Fortsätze nur auf das Epithel der Herzkammer beschränken; denn das parietale Epithel des Pericards und der Rest des viszeralen Epithels, das das Herz nicht überzieht, sind mit Sicherheit ohne derartige Fortsätze. Das Epithel liegt in diesen Teilen, ebenso

wie es GROBBEN für den Vorhof von *Unio* angibt, flach einer hyalinen Bindesubstanzschicht auf, wie es Textfig. 36 zur Genüge zeigt.

Über die Art der Befestigung der Epithelfortsätze an das darunter liegende Gewebe macht LOZINSKY zwei Angaben. Eine Art von Fortsätzen soll sich in feine Fäserchen verästeln, die sich in dem Bindegewebe angeblich netzartig verbreiten. Es sollen auch Anastomosen dieser Fasern zu beobachten sein. Diese Verästelung und die Fortsetzung der Epithelfortsätze im Bindegewebe habe ich nicht feststellen können. Ich glaube vielmehr, daß hier eine Verwechselung mit den feinen Fibrillen des Bindegewebes vorliegt; diese durchziehen nämlich, wie Textfig. 22 zeigt, in feinen Strängen den bindegewebigen Belag der Epithelzellen und treten dicht bis an die Epithelzellen heran. LOZINSKY will die von ihm beschriebenen Ausläufer von den Bindegewebsfibrillen lediglich auf Grund der Dicke unterscheiden; seine in Textfig. 5 abgebildeten Fäserchen haben durchaus das Aussehen der Bindegewebsfibrillen, die wir an Hand der Fig. 22 kennen gelernt hatten.

Eine zweite Art von Fortsätzen soll sich nach LOZINSKY unmittelbar an die Muskulatur ansetzen, und zwar soll diese Anheftung entweder an das Perimysium der Muskelfasern oder an seitliche Fortsätze derselben erfolgen. Der letzte Fall ist ganz unmöglich, da die Muskelfasern stets von Perimysium umgeben sind. Auch die von LOZINSKY beschriebenen Seitenfortsätze der Herzmuskelfasern habe ich in meinen Schnittserien nicht finden können. Obwohl eine direkte Anheftung des Epithels an das Perimysium der Fasern schon möglich erscheint, so muß ich doch bemerken, daß ich nie eine derartige Verbindung gesehen habe.

Zum Schluß muß ich noch einer Eigenart des Epithels Erwähnung tun. Das parietale Epithel zeigte am Boden des Pericards, und zwar stets an der dorsalen Wand des Sinus venosus, warzenähnliche Gebilde, die in einer langen Reihe sich durch den ganzen Herzbeutel erstreckten. Diese Beobachtung wurde bei zahlreichen Exemplaren gemacht. Ich muß jedoch bemerken, daß diese Tiere zur gleichen Zeit aus demselben Teich entnommen waren. Die zu anderer Zeit demselben Wasser oder auch anderen Orten entstammenden Anodonten zeigten diese Merkwürdigkeit nicht. Ich bin daher geneigt, diese Erscheinung nur als pathologisch anzusehen. Die histologische Untersuchung ergab, daß diese Gebilde nur eine Einstülpung der Pericardialwand darstellen. An Quer- und Längsschnitten waren stets nur die typischen Pericardialepithelzellen festzustellen. —

Wie im morphologischen Teil schon angegeben wurde, ließen sich auch bei der histologischen Untersuchung keine excretorisch wirkenden

Epithelzellen, wie sie GROBBEN angibt, an der Pericardialwand der Vorhöfe beobachteten. — Ferner ist ein Fehlen von Schleimzellen anzuführen. Dagegen war häufig ein Durchdringen der Wand des Vorhofs in dessen vorderen Teilen von den näher zu beschreibenden Wanderzellen wahrzunehmen.

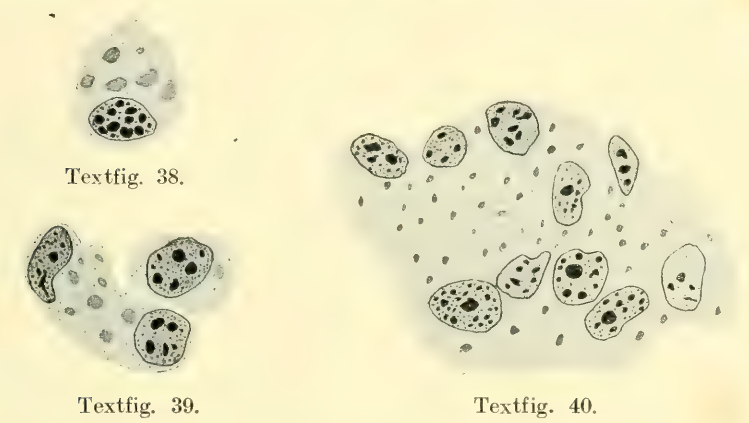
F. Anhang.

Über die Wanderzellen des Herzens und des Pericards.

GROBBEN, CUÉNOT, DE BRUYNE, THIELE, GUTHEIL, SIEBERT u. a. haben in der verschiedensten Teilen des Anodontenkörpers zahlreich vorkommende Wanderzellen, die mit gelb bis braungefärbten Konkrementen beladen sind, festgestellt. Diese Zellen sind auch in großer Anzahl im Herzen und Pericard anzutreffen. Namentlich häufen sie sich zu dichten Ballen an den Muskelfasern des Hezens. Diese Beobachtung wurde schon von GROBBEN bei verschiedenen Lamellibranchiern gemacht. Wie CUÉNOT angibt, sollen diese konkrementhaltigen Zellen aus der Pericardialdrüse stammen. Eine andere Erklärung gibt GROBBEN. Er ist geneigt anzunehmen, daß dieselben nichts mit den von dem KEBERschen Organ abgeschiedenen Zellen zu tun haben. Die Wanderzellen des Herzens sollen vielmehr aus den Mantelteilen stammen, die schon durch ihre gelbe Farbe anzeigen, daß sie zahlreiche Konkremente enthalten. Wie weit diese Annahmen für richtig zu erachten sind, ließ sich nicht feststellen, da die spezielle Untersuchung der Pericardialdrüse, die von anderer Seite im hiesigen Institut durchgeführt wird, noch nicht abgeschlossen ist. Es bleibt an dieser Stelle nur übrig, kurz auf die Wanderzellen einzugehen.

Nach GROBBEN liegen an den Muskelfasern des Atriums von Pecten ovale bis runde Zellen mit blassem Protoplasma und zahlreichen Vacuolen. Außer dem Kern findet man in diesen Zellen noch eine Konkretion von sattgelber Farbe. Ähnliche Zellen stellt GROBBEN auch im Herzen von *Arca* fest. Hier unterscheidet er zwei verschiedene Arten von Zellen. Die einen sind abgelöste Zellgruppen des Pericardialüberzuges der Atrien; die andern dagegen sind vergleichbar den bei Pecten vorkommenden Zellen. Dieselben Befunde machte GROBBEN auch bei *Spondylus*, wobei er zuweilen auch Zellen ohne Konkremente antraf. Diese sieht er als die jüngsten an, die sich erst mit der Zeit mit Konkrementen beladen. Ferner beschreibt er auch größere Ballen von Wanderzellen. Diese Ballen enthalten verschiedene Kerne und sind nach Größe und Form verschieden. Die Farbe der Konkremente soll etwas heller sein als die derjenigen der Einzelzellen.

Die im Herzen und Pericard bei *Anodonta* weisen alle von GROBBEN angegebene Charakteristika auf. Auch entsprechen sie durchaus den von SIEBERT im Mantelepithel und dem darunterliegenden Bindegewebe beschriebenen Wanderzellen. Der Kern ist von ovaler bis runder Gestalt. Die eingeschlossenen Konkremente haben verschiedenes Aussehen, wie die Textfig. 38, 39, 40 zeigen. In einzelnen Zellen (Textfig. 38, 39) haben wir größere homogene Einschlüsse. Bei den größeren Konkrementen hat SIEBERT in den Wanderzellen des Mantels mitunter eine konzentrische Schichtung beobachtet. Diese habe ich bei den Konkrementen der Herzwanderzellen nicht feststellen können. Anderseits



Textfig. 38.

Textfig. 39. Textfig. 40.

Wanderzellen aus dem Herzen von Anodonta mit verschieden großen Konkrementen. Fig. 38—40 1114 fach vergr.

finden sich die Konkremente auch in Gestalt von zahlreichen verschieden großen Körnchen, die dann fast die ganze Zelle erfüllen. In einem solchen Falle haben sich die Wanderzellen meist zu größeren Ballen vereinigt; wie Textfig. 40 zeigt, sind die Zellgrenzen verwischt. — Die Farbe der Einschlüsse schwankt zwischen weiten Grenzen von hellgelb bis dunkelbraun, wovon auch die mehr oder weniger gelbe Farbe der Herzwand herrührt. Das Plasma ist meistens sehr blaß gefärbt. Die Konkremente tingieren sich in der Regel mit Eosin. Das eosinophile Verhalten wird auch von SIEBERT für die Wanderzellen des Körperepithels beschrieben.

Was die Verbreitung der Wanderzellen angeht, so habe ich sie in allen Teilen des Herzens feststellen können. Wie Textfig. 12 zeigt, liegen sie in großer Anzahl an den Vorhofsöffnungen. Weiter sind sie im Vorhof und Ventrikel zahlreich anzutreffen. Hier lagern sie sich dicht an die Muskelbalken an. Auch an den Übergangspunkten des Ventrikels in die Aorten sind sie vorhanden. Zuweilen findet auch ein Durchtreten

der beladenen Zellen durch das Vorhofepithel statt. Neben diesen auf diese Weise in das Pericard einwandernden Zellen finden sich noch zahlreiche konkrementhaltige Zellkomplexe, die ihrer Natur nach sehr wahrscheinlich aus der Pericardialdrüse stammen. Diese meist nur sehr schwach gefärbten Zellen finden sich in der Hauptsache vor dem Nephrostom. Weiter unten im Nierentrichter treten sie zahlreicher auf. Die schwache Färbung und das Vorhandensein von nur wenigen Körnchen scheint auf einen Degenerationsprozeß hinzuweisen. Jedenfalls läßt sich eine Aufklärung über die Natur dieser Zellen höchst wahrscheinlich erst dann finden, wenn das Blut und die Pericardialdrüse näher untersucht sind.

Zum Schluß sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit und das gütige Interesse und die stets bereite Unterstützung bei der Ausführung derselben meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Gleichfalls bin ich Herrn Priv.-Doz. Dr. W. Harms für die zahlreichen Ratschläge, die er mir zuteil werden ließ, zu großem Danke verpflichtet. Ferner danke ich auch den Herren Kollegen, die mir bereitwilligst Einsicht in ihre Präparate gestatteten.

Marburg i. H. im Dezember 1919.

Literaturnachweis.

K. Ahting, Über die Entwicklung des Bojanusschen Organs und des Herzens der Lamellibranchiaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 36. 1901.

St. Apáthy, Contractile und leitende Primitivmuskeln. Mitt. der zool. Stat. Neapel Bd. X. 1892.

R. S. Bergh, Beiträge zur vergleichenden Histologie. Anatomische Hefte Bd. 10. I. Abteilg. 1898.

W. Biedermann, Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. Über das Herz von Helix pomatia. Sitzgsbericht Math. Nat. Cl. Kais. Akad. Wiss. Wien Bd. LXXXIX.

H. Boltzmann, Beiträge zur Kenntnis der Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Wien Bd. 16. 1905.

A. Brück, Die Muskulatur von Anodonta cellensis Schröt. Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Muskelfasern (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CX. 1914).

C. De Bruyne, Contribution à l'étude de la phagocytose. Arch. de Biol. Bd. XIV 1896.

Cori-Hatschek, Elementarkurs der Zootomie in 15 Vorlesungen Jena 1896.

L. Cuénot, Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2iéme partie. Invertébrés. Arch. Zool. Exp. T. IX. 1891.

—, L'excrétion chez les Mollusques. Arch. Zool. Exp. T. XVI 1900.

J. Dogiel, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.

J. Dogiel, Die Bedingungen der automatisch-rythmischen Herzkontraktionen. Arch. f. Physiol. Bd. 135. 1910.

C. J. Eberth, Über den Bau und die Entwicklung der Blutkapillaren. Würzburger Naturw. Zeitschr. Bd. 6. Würzburg 1866/67.

M. Fernandez, Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunicaten nebst Bemerkungen zur Phylogenese des Blutgefäßsystems im Allgemeinen. Jen. Zeitschr. Bd. 39. 1904.

W. Fernau, Die Niere von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 110. 1914.

W. Gadzikiewicz, Über den histologischen Bau des Herzens bei den dekapoden Crustaceen. Anzeiger d. Akad. Krakau Math. Nat. Cl. 1904.

—, Über den feineren Bau des Herzens bei Malacostraken. Jen. Zeitschr. Bd. 39. 1904.

C. Grobben, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Wien Bd. VII. 1888.

—, Über den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Wien Bd. IX, 1891.

—, Morphologie und Anatomie von Meleagrina. Denkschr. d. Kais. Akad. Wien Bd. 69. 1901.

F. Gutheil, Über den Darmkanal und die Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XCIX. 1912.

K. Herbers, Die Entwicklungsgeschichte von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. CVIII. 1913.

Th. v. Hessling, Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859.

F. Keber, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Weichtiere, Königsberg 1851.

Ph. Knoll, Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. Kais. Akad. d. Wiss. Wien Bd. 58. 1891.

J. Kollmann, Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien und den Cephalopoden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXVI. 1875.

—, Über Verbindungen zwischen Coelom und Nephridium. Zeitschr. zur Feier des 300jähr. Bestehens der Universität Würzburg. Basel 1882.

W. Kükenthal, Leitfaden für das zoologische Praktikum. Jena 1910.

A. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. Mollusca. Jena 1900.

—, Beiträge zu einer Trophocoeltheorie. Jen. Zeitschr. Bd. 38. 1903.

K. Langer, Das Gefäßsystem der Teichmuschel. 2 Teile. Denkschr. Akad. Wiss. Wien Bd. VIII. 1854. Bd. XII 1856.

P. Lozinsky, Über den histologischen Bau des Lamellibranchierherzens. Bulletin de l'acad. des sciences de Cracovie 1906.

F. Marceau, Sur la structure du coeur chez les Gastéropodes et les Lamellibranches. Comptes rendus Akad. Sc. Paris T CXXXVIII 1904.

—, Note sur la structure du coeur chez les Gastéropodes et les Lamellibranches. Bull. Soc. Philomath. Paris (9) Tome VI 1904.

—, Recherches sur la structure du coeur chez les Mollusques. Arch. Anat. Micr. Paris Tome VII. 1905.

—, Sur les fibres musculaires dites doublement striées obliquement. Bibl. Anat. Paris Tome XVII 1908.

A. Ménégaux, Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Thèse Besançon 1890.

Milne Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux Tome 3. Paris 1858.

—, Observation sur la circulation chez les Mollusques. Art. IXe. De l'appareil circulatoire de la Pinne marine. Annales d. sc. nat. IIIe série Zool. Tome VIII 1847.

W. Rankin, Über das Bojanussche Organ der Teichmuschel. Jen. Zeitschr. Bd. XXIV. 1890.

W. B. Ransom, On the cardiac rhythme of Invertebrata. Journ. of Phys. vol. V 1885.

Ray Lankester, A Treatise on Zoology Part. V.

D. Rywosch, Zur Physiologie des Herzens und des Exkretionsorganes der Heteropoden. Arch. f. Physiol. Bd. 109. 1905.

P. Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. de Biol. Bd. 11. 1891.

A. Prenant, Sur les fibres striées des Invertébrés. Bibliogr. anat. Tome IX 1901.

W. Siebert, Das Körperepithel von Anodonta cellensis. Zeitschr. w. Zool. Bd. CVI. 1913.

K. C. Schneider, Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena 1902.

K. Schoenlein, Über das Herz von Aplysia limasina. Zeitschr. f. Biol. 1894.

H. Schwanecke, Das Blutgefäßsystem von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. CVII. 1913.

J. Spillmann, Herz u. Hauptarterien der Diotocardier. Jen. Ztschr. Bd. 40. 1905.

S. Stecka, Contribution à l'anatomie du coeur chez l'écrevisse Kosmos XXVIII Lemberg.

W. Stempell, Beiträge z. Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb. Suppl. IV. 1898.

A. Theiler, Zur Anatomie und Histologie des Herzens von Arca. Jen. Zeitschr. Bd. 42. 1905.

J. Thiele, Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. w. Zool. Bd. XLIV. 1886.

P. Vigier, Structure des fibres musculaires du coeur chez les Mollusques. Comptes rendus Akad. d. Sc. Paris Tome CXXXVIII. 1904.

P. Vigier u. F. Vlès, Structure histologique des éléments musculaires du coeur chez les Mollusques. Bull. Soc. Zool. de France 1904.

P. Viegier und F. Vlès, Sur l'histologie du myocarde chez les Mollusques primitifs. Comptes rendus 1904.

Vogt und Yung, Lehrbuch der vergl. Anatomie Bd. I. Braunschweig 1880.

E. Yung, De l'innervation du coeur et de l'action des poisons chez les Mollusques Lamellibranches. Arch. d. Zool. expér. et génér. Vol. IX. 1881.

—, Contribution à l'histoire physiologique de l'Escargot Mém. cour. de l'Acad. roy. de Belg. Tome XLIX 1887.

A. Weismann, Über die Muskulatur beim Menschen und in der Tierreihe. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 18. Jahrg. 1861.

F. Wetekamp, Bindegewebe und Histologie der Gefäßbahnen von Anodonta cellensis (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXII. 1915).

V. Willem u. A. Minne, Recherches expérimentales sur la circulation sanguine chez l'Anodonte. Mem. cour. et mém. étr. acad. roy. d. Belgique Tome LVII.

Der Fettkörper und die Oenocyten von Dytiscus marginalis.

Von

Arthur Kreuscher.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität in Marburg.)

Mit 27 Figuren im Text.

Vorliegende Arbeit soll ein Beitrag zur Kenntnis des Baues des Insektenkörpers sein und fügt sich einer Reihe von Arbeiten an, welche die gröbere und feinere Morphologie von *Dytiscus marginalis* als Gegenstand der Untersuchung hat. Die Arbeit war 1914 beendet, durch den Krieg wurde jedoch die endgültige Fertigstellung verzögert.

Das zur Untersuchung verwandte Material, Larven und Käfer, wurde im Freien gefangen. Die Tiere wurden kurz vor der Bearbeitung durch Chloroform getötet. Zur Feststellung der Verteilung des Fettkörpers wurden die Tiere nach der von Bauer erwähnten Methode in Paraffin fixiert und mit der einfachen und Doppellupe untersucht. Zur Untersuchung der feineren Struktur des Fettkörpers wurden kleine Stücke aus den verschiedensten Regionen in Flemmingscher und Zenkerscher Lösung sowohl als auch in Alkohol konserviert. Die nach der üblichen Methode in Paraffin eingebetteten Objekte wurden in Schnitte von 2—10 μ Dicke zerlegt und je nachdem mit Delafieldschen Hämatoxylin-Eosin, mit Hämotoxylin nach Heidenhain oder mit Safranin gefärbt. Außerdem wurde auch die Altmannsche Granulamethode angewandt.

Wertvolle Dienste leistete eine von Herrn Caspar freundlich überlassene lückenlose Serie von Schnitten durch einen Butterkäfer.

Anordnung und Verteilung des Fettkörpers.

Über die Anordnung und Verteilung des Fettkörpers oder Corpus adiposum im Körper der Insekten finden sich in der Literatur nur verstreute Angaben. Dazu kommt, daß sich diese in der Hauptsache auf Larven beziehen. Mit der Morphologie des Fettkörpers haben sich

besonders Sommer, Wielowiejski, Philiptschenko, Holmgren und Berlese beschäftigt.

Daß wir es bei dem Corpus adiposum nicht mit einer undifferenzierten Masse, sondern mit morphologisch deutlich umgrenzten Bezirken zu tun haben, zeigte Sommer zuerst bei *Macrotoma plumbea*. Er unterscheidet zwei verschiedene Partien: die eine Lage gleich unter der Körperdecke, die andere zu beiden Seiten des Vorderdarms als lappenförmiges Gebilde. Den unter der Hypodermis befindlichen Fettkörper bezeichnet er als »reticuläre« Schicht. Diese ist von der Leibeshöhle durch eine Membran getrennt und steht in einem inneren Zusammenhang mit der Matrix des Integuments. Aus dieser räumlichen Verknüpfung der Hypodermis mit der reticulären Schicht vermutet er einen genetischen Zusammenhang beider in der Weise, daß die reticuläre Schicht durch Differenzierung aus der Hypodermis hervorgegangen ist. Den jederseits des Darmes gelegenen lappenförmigen Körper betrachtet er nach der Konstanz seines Auftretens und dem Gehalt an Konkretionen als Exkretionsorgan. Von diesem Teil des Corpus adiposum sondert er noch einen periösophagealen Bezirk ab.

Wielowiejski betont ebenfalls bei der Larve von *Chironomus*, *Corethra* und *Culex* eine regelmäßige Anordnung des Fettkörpers in der Leibeshöhle. In ähnlicher Weise wie Sommer unterscheidet er auch zwischen zwei verschiedenen Fettkörperarten, einem »peripheren Lager oder äußeren lobulären Fettkörper«, welcher sich rings an der Peripherie der Leibeshöhle als ein loses Lobennetzwerk mit großen Maschen befindet, und einem »inneren Fettkörper«. Dieser stellt einen Strang dar, welcher längs des Verdauungskanals auf beiden Seiten sich fast durch den ganzen Körper hinzieht. Der periphere Fettkörper ist segmental angeordnet.

Philiptschenko trennt ebenso bei den Collembolen eine periphere subhypodermale Schicht von den inneren Strängen. Die von Sommer als periösophagealen Fettkörper bezeichnete Partie sieht er jedoch als den vorderen Teil der inneren Stränge an. Bei den Achorutiden und Entomobryiden fand er die inneren Stränge im Thorax und Abdomen deutlich segmentiert, während diese Metamerie bei den Sminthuriden durchaus fehlt.

Holmgren geht noch weiter in der Einteilung und unterscheidet bei Mycetophilidenlarven vier Arten des Fettkörpers:

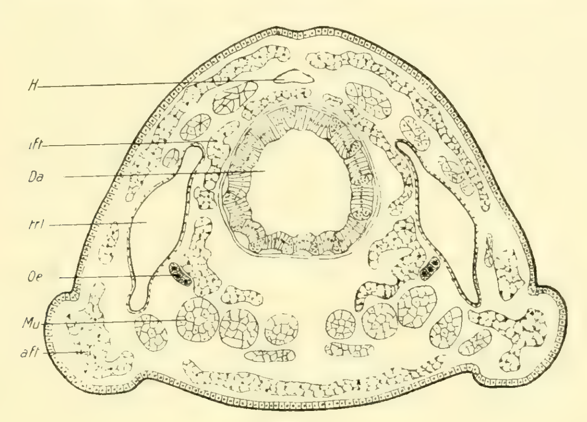
1) die inneren Fettkörperlappen,

2) den subvasalen Fettkörper. Er versteht darunter die Pericardialzellen oder vielmehr das sonst als phagocytäres Organ beschriebene Pericardialsystem,

3) einen subösophagealen Fettkörper. Damit bezeichnet er im Kopf seitlich von den Ganglien gelegene Drüsen,

4) einen postcerebralen Fettkörper. Dieser liegt als großer Lappen hinter dem Gehirn und enthält keine Fettropfen.

Berlese unterscheidet in ähnlicher Weise wie die vorher erwähnten Forscher nur zwei deutlich durch wichtige Merkmale verschiedene Arten von Fettkörpern: einen distalen, der unter der Hypodermis liegt, und einen proximalen in der Nähe des Darms gelegenen. Der distale



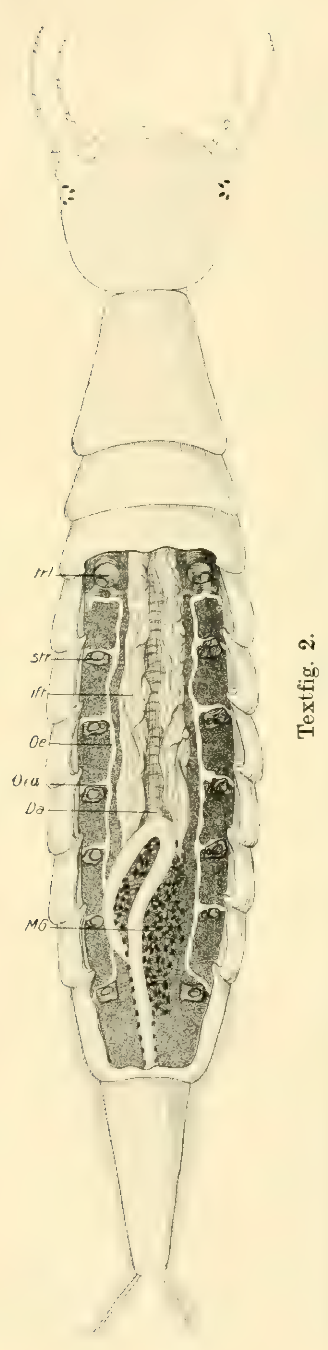
Textfig. 1.

Querschnitt durch das Abdomen einer Larve. Larvale Önocyten *Oe*, äußerer Fettkörper *aft*, innerer Fettkörper *ift*. Vergr.: 25. (Buchstabenerklärungen auf S. 284.)

ist reich an Harnsäureprodukten, während der proximale fast immer frei von Einschlüssen ist.

Bei der anatomischen Untersuchung des Fettkörpers von *Dytiscus* erwies sich als vorteilhaft die von Okajima angegebene Verwendung von Capsicumrot als specifische Fettfarbe. Die aufpräparierten Tiere wurden 24 Stunden in einen alkoholischen Auszug von Capsicumfrüchten gelegt, danach kurz in 96%. Alkohol gewaschen und in 60%. Alkohol untersucht. Das Corpus adiposum wird intensiv orangerot gefärbt, während alle anderen Organe und Gewebe ungefärbt bleiben, so daß es sich deutlich abhebt.

Der Hauptsitz des Corpus adiposum ist bei der Larve und der Imago das Abdomen. Grundsätzlich lassen sich auch bei *Dytiscus*, wie es von Sommer, Wielowiejski, Philiptschenko und Berlese für eine Reihe von Insekten gefunden ist, zwei voneinander getrennte Partien unterscheiden: eine innere, dem Darm dicht anliegende Schicht (Textfig. 1, 2, 3 *ift*) und eine unter der Hypodermis gelegene (Textfig. 1, 4, 5 *aft*, *ft*, *fts*, *ftv*).



Textfig. 2.

Larve 3. Stadiums, Rückendecke des Abdomens entfernt. Önocytenband *Oe* mit seitlichen Verzweigungen *Oea* in den einzelnen Segmenten. Innerer Fettkörper *ift*, zu beiden Seiten des Darms *Da*. Vergr: 5. (Buchstabenerklärungen auf S. 284.)

a) bei der Larve.

Betrachten wir zunächst die Verhältnisse bei der Larve, so fallen, wenn man die Rückendecke samt der darunter gelegenen Muskulatur abpräpariert, zu beiden Seiten des Vorderdarms zwei charakteristische Fettkörperstränge auf (Textfig. 2, *ift*).

Diese, dem inneren Fettkörper der vorher erwähnten Autoren entsprechenden Stränge sind für sich abgeschlossene Gebilde, von dem übrigen Fettkörper scharf getrennt. Diese Trennung wird äußerlich sehr schön durch die beiden Tracheenlängsstämme markiert. Sie begleiten den Vorder- und Mitteldarm bis zum Übergang in den Enddarm. Ihren Anfang nehmen sie in der Mitte des Kopfes, wo sie als sehr dünne bindegewebige Fäden zwischen der starken Muskulatur der Mandibeln, den Flexores mandibulae (Bauer) entspringen. Die beiden Stränge liegen im Prothorax dicht nebeneinander auf dem Darm. Beim Übergang in den Mesothorax trennen sie sich und verlaufen von da ab zu beiden Seiten des Darmes (Textfig. 2, *ift*). Sie legen sich dabei in zahlreiche Falten und spalten sich bei starker Entwicklung in einzelne Bänder auf. Beim Übergang des Mitteldarms in den Enddarm, etwa im vierten Abdominalsegment, umhüllen sie die Anlagen der Geschlechtsorgane und setzen sich dann wieder wie bei ihrem Beginn als dünne bindegewebige Fäden bis zum sechsten

Segment fort, wo sie dann in das äußere Corpus adiposum übergehen. In ihrem Aufbau stellen die beiden Stränge ein grobes Maschenwerk dar, dessen Maschen eng aneinander liegen. Bei sehr starker Fettfüllung kommt es vor, daß die beiden Stränge den Darm ganz umhüllen.

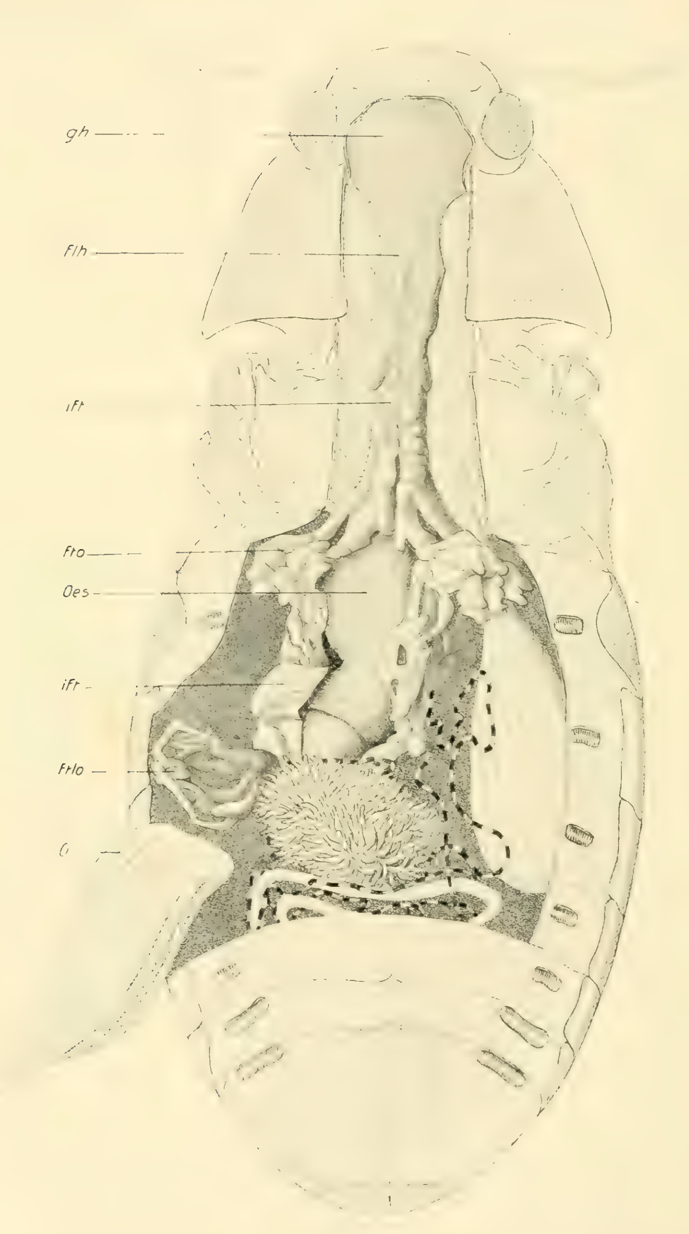
Das äußere oder periphere Corpus adiposum paßt sich der Gliederung des Körpers an und erscheint dadurch auf Bauch und Rückenseite segmentiert. Bei ihm lassen sich mehrere durch stärkere Entwicklung sich abhebende Partien unterscheiden: je eine in der Mittellinie der Bauch- und Rückenseite sich hinziehende und eine zu beiden Seiten des Körpers befindliche Partie. Diese vier längs verlaufenden Stämme sind untereinander durch meist schwächer entwickelte gürtelförmige Partien, welche in den Segmenten liegen, verbunden.

Bei älteren Larven, die kurz vor der Verpuppung stehen, ist das Corpus adiposum meist so stark entwickelt, daß die einzelnen Teile ineinander übergehen.

b) bei der Imago.

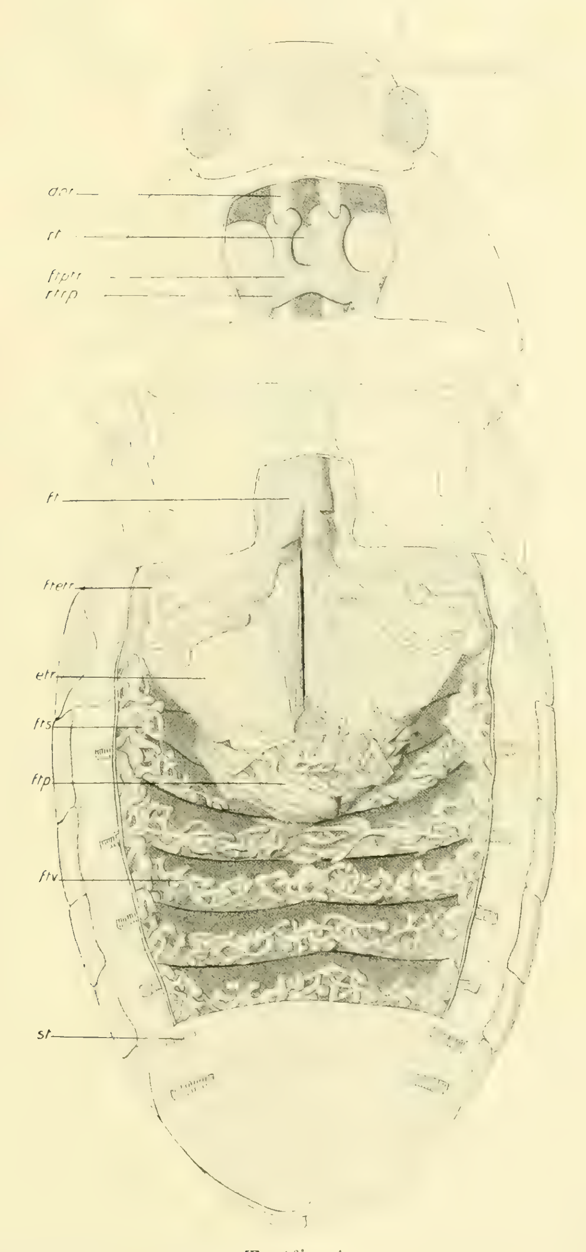
Die Verteilung des Fettkörpers bei der Imago läßt sich auf die Anordnung bei der Larve zurückführen; nur ist das Ganze mehr zusammengedrängt und besonders das periphere Corpus adiposum fast ausschließlich auf das Abdomen beschränkt. Im Thorax würde wegen der mächtigen Entwicklung der Muskulatur, die zur Bewegung der Beine und Flügel dient, gar kein Platz vorhanden sein. Hierzu kommen bei der Imago noch besondere Abzweigungen und regelmäßige Polster, die bei der Larve fehlen.

Wie bei der Larve lassen sich bei der Imago in der Hauptsache zwei deutlich gesonderte Schichten unterscheiden. Auch hier fallen beim Entfernen der Rückendecke die ausgeprägten Stränge zu beiden Seiten des Darmes auf (Textfig. 3, *ift*), die sich ebenfalls bis in den Kopf verfolgen lassen. Hier entwickeln sie sich jedoch aus einer breiteren Schicht, die über dem Oberschlundganglion liegt und offenbar zum Schutze desselben dient. In den Thorakalsegmenten, besonders im Prothorax, bildet das innere Corpus adiposum eine zusammenhängende Hülle um den Darm. In der Mitte des Mesothorax zeigt sich eine Trennung in zwei Hälften, die jedoch dicht zusammenliegen. Wie aus Textfig. 3 ersichtlich, gehen diese erst beim Übergang ins Abdomen stark auseinander und ziehen zu beiden Seiten des Kropfes hin bis zum Oesophagusstiel (Rungius), wo sie durch feine bindegewebige Fäden befestigt sind (Textfig. 6, *bstr*). Im Prothorax befindet sich eine zu einem Polster verstärkte Stelle, die als Lager für die Levatores capitis



Textfig. 3.

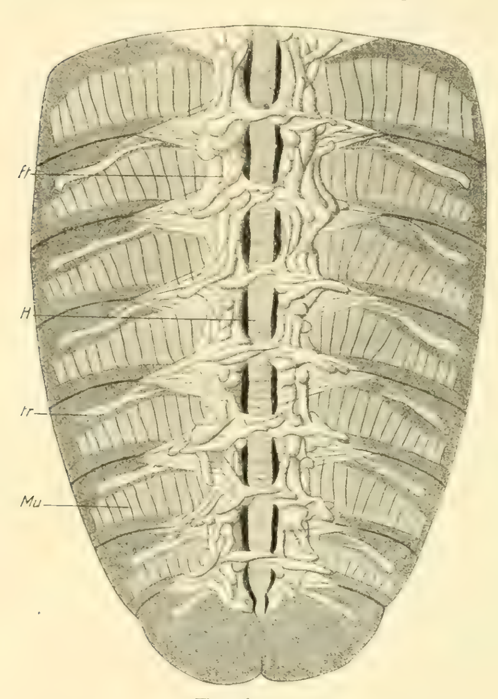
Weiblicher Käfer, Rückendecke z. T. entfernt. Innerer Fettkörper *ift*. Figur zeigt die typische Anordnung des inneren Fettkörpers bei der Imago; gemeinsame Bedeckung des Gehirns, Umhüllung des Ösophagus mit seitlicher Gabelung beim Übergang ins Abdomen, Umschließung der Ovarien *fto* und Lager unterhalb derselben *ftlo*. Vergr: $7^{1}/_{2}$. (Buchstabenerklärungen auf S. 284.)



Textfig. 4

Imago. Rückendecke des Pronotums entfernt zur Darstellung des lyraförmigen Fettpolsters *ftptr*. Entfernung der Rückendecke des Abdomens samt den Eingeweiden. Figur zeigt die vom inneren Fettkörper ausgehenden auf den *Musculi extensores* liegenden netzförmigen Abzweigungen *ftetr* am Grunde der Extensores das typische große Fettpolster *ftp*, Anordnung des äußeren Fettkörpers in den Segment der Bauchseite und des Seitenrandes. Vergr. 7½.

horizontalis (BAUER) dient (Textfig. 3, *flh*). Gleich nach dem Übergang zum Abdomen spaltet sich beim Weibchen jeder der beiden Stränge und umschließt das Ovarium, das so in einem festen Lager liegt (Textfig. 3 *fto*). Kurz vor der Übergangsstelle ins Abdomen gehen noch zwei sehr charakteristische Abzweigungen ab, die als weitmaschiges Netzwerk in dünner Lage auf den Extensores trochanteris (BAUER) liegen (Textfig. 4, *ftetr*).



Textfig. 5.

Rückendecke der Imago von innen gesehen. Strickleiterförmige Anordnung des äußeren Fettkörpers *ft* zu beiden Seiten des Herzens *H*. Vergr.: 5. (Buchstabenerklärung auf S. 284.)

Das äußere oder periphere Corpus adiposum der Imago ist fast ausschließlich auf das Abdomen beschränkt. Nur in der Mitte des Prothorax findet sich ein kleineres Polster, das wegen seiner eigenartigen, sehr konstanten Form auffällt (Textfig. 4, *ftptr*). Da es dicht unter der Körperdecke liegt, ist es nur bei vorsichtigem Präparieren freizulegen, indem man zuerst die äußere harte Chitinschicht in kleinen Stücken absprengt. Das Polster scheint dann schon durch und läßt sich nun ganz leicht freilegen. Es hat die Gestalt einer Leier. Die eigenartige Form wird veranlaßt durch die Anordnung der hier vorhandenen Muskulatur (Textfig. 4, *dpr*, *rt*, *rtrp*). Das ovale Loch in der Mitte wird durch die beiden dicht zusammenliegenden Musculi rotatores capitis, *rt* (BAUER) gebildet. Zu beiden Seiten derselben liegen die dünnen Musculi depressores prothoracis, *dpr*, die von dem Polster fast ganz umhüllt werden. Seitlich von diesen wiederum liegt die starke Muskulatur, die zur Bewegung der Prothorakalextremitäten dient. Nach dem Abdomen zu werden noch die Rotatores prothoracis, *rtrp* von dem Polster umfaßt.

Bei dem äußeren Fettkörper läßt sich auch wie bei der Larve eine Gliederung, entsprechend den Segmenten des Körpers wahrnehmen.

Sie zeigt sich ebenfalls besonders auf der Rücken- und Bauchseite. Sie wird auf der Bauchseite noch deutlicher, weil hier die längs verlaufenden Verdickungen, die bei der Larve als Lager für das Bauchmark dienen, fehlen, so daß das Corpus adiposum sich nur in den Segmenten befindet (Textfig. 4/*tv*). Diese Querstränge gehen seitlich in den Fettkörper des Seitenrandes über, der meist sehr reichlich entwickelt ist und keine Segmentierung zeigt. Diese tritt auf der Rückenseite des Abdomens wieder deutlich hervor (Textfig. 5, *ft*). Das Rückengefäß (Textfig. 5, *H*) wird beiderseits von einem dichten Polster des Corpus adiposum *ft* begleitet. Dadurch, daß diese Polster in jedem Segment durch schmale Querbrücken miteinander verbunden sind und sich in der Richtung der Herzflügelmuskel verbreitern, indem der Fettkörper diese durchsetzt, bekommt das Ganze das Aussehen einer Strickleiter (Textfig. 5, *ft*). Ein sehr ausgeprägtes und wegen seiner Größe auffallendes Polster befindet sich bei der Imago auf der Bauchseite am Grunde der starken Musculi extensores trochanteris (Bauer, Textfig. 4, *ftp*). Es legt sich um die nach unten keilförmig zulaufenden Muskeln herum, nach der hinteren Coxalfalte hin ziehend. Das Polster ist aus zahlreichen Schnüren und Loben zusammengesetzt und macht den Eindruck eines locker aufgewundenen Knäuels.

Außer diesen größeren Partien findet sich das Corpus adiposum auch in den Geschlechtsorganen und deren Ausführgängen, besonders in den Ovarien, wo es die einzelnen Eiröhren voneinander isoliert und zu deren Schutz dient.

Je nach dem Füllungszustande ist die Farbe des Fettkörpers verschieden. Sie schwankt zwischen weiß und gelb.

Unterschied zwischen dem äußeren und inneren Fettkörper.

Der Unterschied zwischen dem äußeren und inneren Corpus adiposum beruht bei *Dysticus* nicht nur auf dem mehr oder weniger Vorhandensein von Harnkonkrementen, sondern erstreckt sich auch auf die Ausbildung und die Fettfüllung. Dieser Unterschied zeigt sich sehr deutlich bei den Larven. Während das innere Corpus adiposum aus dünnen, zum Teil einzelligen Schnüren besteht, deren Elemente abgerundet und locker aneinander gereiht sind, und bei dem die Fettfüllung sich erst im Anfangsstadium befindet, ist das äußere schon reichlicher entwickelt und zeigt eine starke Fettfüllung. Im Laufe der Entwicklung gleicht sich der Unterschied zwischen den beiden Fettkörperpartien aus. Bei der Imago unterscheidet sich das äußere Corpus adiposum vom inneren nur durch den Gehalt an Harnkonkretionen.

Die Fettzellen sind in dünnen Schnüren und Läppchen angeordnet, die sich wieder zu einem lockeren Maschenwerk zusammenfügen und an dünnen Bindegewebesträngen befestigt, frei in der Lymphe flottieren. Diese Art der Anordnung bewirkt, daß möglichst viele Zellen mit der Blutflüssigkeit in Berührung kommen. Augenscheinlich zu diesem Zweck sind bei größeren Loben die Zellen radiär meist um eine Tracheencapillare (*tr*) angeordnet (Textfig. 7).

Zellgrenzen.

Wiederholt wird in der Literatur der Fettkörper als ein Syncytium beschrieben, so von Sommer für Macrotoma plumbea, von Philiptschenko für Achorutiden und Entomobryiden und von Koschevnikov für die alten Honigbienen. Auch bei *Dytiscus* hat man bei starker Fettfüllung den Eindruck eines Syncytiums, gleichwohl kann man hier nicht von einem solchen sprechen; denn nach längerer Hungerperiode lassen sich die Zellgrenzen deutlich wahrnehmen, außerdem zeigen die jugendlichen Fettzellen eine deutliche Umgrenzung. Die Schwierigkeit bei der Feststellung der Zellgrenzen bei starker Fettfüllung rührt daher, daß durch die großen Fettkugeln das Plasma der Zellen bis zu einem dünnen Faden zusammengepreßt ist. Dazu kommt noch, daß durch die starke Fettfüllung die Gestalt der Zelle sehr verändert wird.

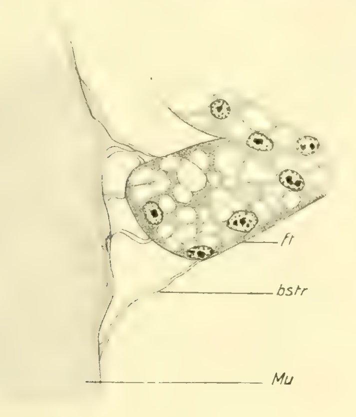
Tunica propria.

Die einzelnen Loben des Fettkörpers sind von einer zarten, bindegewebigen Hülle umgeben, die von Philiptschenko als Tunica propria bezeichnet wird. Nur bei der Puppe sollen die Zellen darnach streben sich voneinander zu trennen. Mit Hilfe der Malloryschen Färbung konnte diese bindegewebige Hülle deutlich dargestellt werden. Philiptschenko erwähnt, daß die Hüllen der einzelnen Loben miteinander und mit ebensolchen bindegewebigen Hüllen anderer Organe in Verbindung stehen. Bei starker Entwicklung des Corpus adiposum liegen die Loben so dicht aneinander, daß ihre Hüllen den Eindruck selbständiger Stränge hervorrufen, die den Fettkörper durchziehen. Dasselbe wurde auch beim Fettkörper von *Dytiscus* beobachtet. (Textfig. 6 zeigt die Befestigung des Corpus adiposum mittels bindegewebiger Stränge (*bstr*) an die Organe, in diesem Falle an die Wand des Oesophagusstiels (Rungius) (Textfig. 8 u. 9, *bstr*).

Beziehung zu den Tracheen.

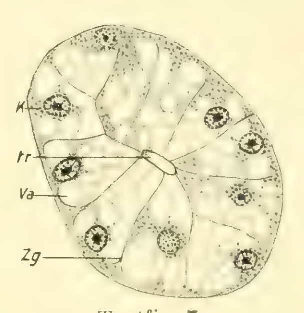
In reichlichem Maße ist das Corpus adiposum von Tracheencapillaren durchsetzt. Diese dringen in die einzelnen Loben ein und entsenden

nach allen Seiten feine Capillaräste, die sich zwischen die Zellen legen (Textfig. 7, 10, *tr*). Ein Eindringen der Capillaren in die Zellen selbst,



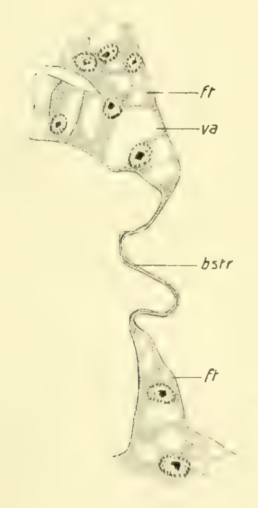
Textfig. 6.

Bindegewebige Befestigung des Fettkörpers *ft* am Ösophagusstiel. Bindegewebestränge *bstr*. Vergr.: 320.



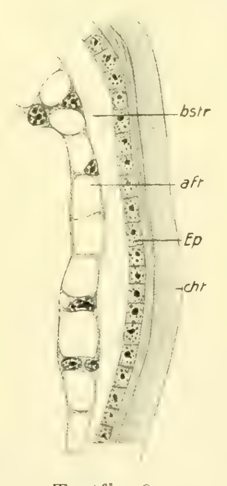
Textfig. 7.

Anordnung der Fettzellen um eine zentral gelegene Tracheenkapillare *tr*. Zellgrenze *zg*, Kern *k*, Vakuole *va*. Vergr.: 320.



Textfig. 8.

Verbindung zweier Loben durch Bindegewebsstrang *bstr*. Vergr.: 320.



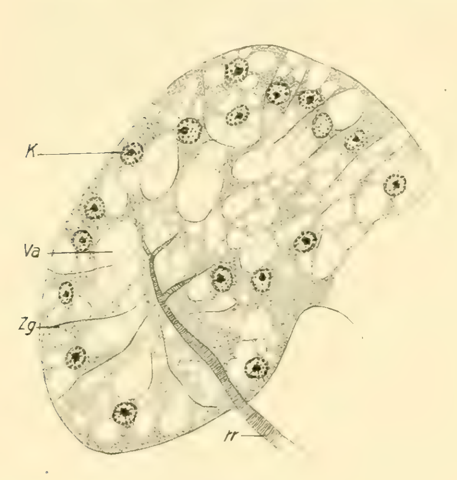
Textfig. 9.

Bindegewebige Befestigung des äußeren Fettkörpers am Epithel. Chitin *cht*. Epidermis *Ep*. Vergr.: 320.

wie es THULIN bei den Fettzellen von Ergates faber beobachtet hat, konnte bei *Dytiscus* nicht festgestellt werden. Nach K. C. SCHNEIDER liegen die Endcapillaren ebenfalls zwischen den Zellen und dringen nicht in

sie ein. Zum Teil laufen die Tracheen mitten durch die einzelnen Schnüre in der Längsrichtung (Textfig. 7, *tr*). Die reichliche und intensive Versorgung des Corpus adiposum durch Tracheen und die ausgiebige Umspülung durch die Blutflüssigkeit weist auf eine große Bedeutung des Corpus adiposum für den Stoffwechsel hin. Es entfällt auf den Fettkörper ein größerer Teil der Gesamtverbrennungsvorgänge als auf die übrigen Gewebe.

In seiner Untersuchung über die Funktion des Fettkörpers schließt Landois aus der Tatsache, daß sich im Corpus adiposum so außerordentlich viele Tracheenendigungen finden, es möchte dem Fettkörper eine respiratorische Funktion zukommen. Dabei nimmt er an, daß nur die Endigungen der Tracheen zu einem Gasaustausch befähigt sind, während die dicken Tracheenstämme, die den Blutraum durchziehen, infolge ihrer derben Struktur zu solchen osmotischen Vorgängen nicht geeignet sind, »da die Adventitia und die mit dem Spiralfaden verstärkte Intima dem Gasaustausch zu großen Widerstand entgegensetzen werden. Sie sind hierzu ebenso ungeeignet, wie die dicken Wandungen der großen Blutgefäßstämme der Rotblütigen«.



Textfig. 10.

Schnitt durch einen Fettkörperlobus mit versorgender Trachee *tr*, Zellgrenzen *zg* sichtbar. Vergr.: 320.

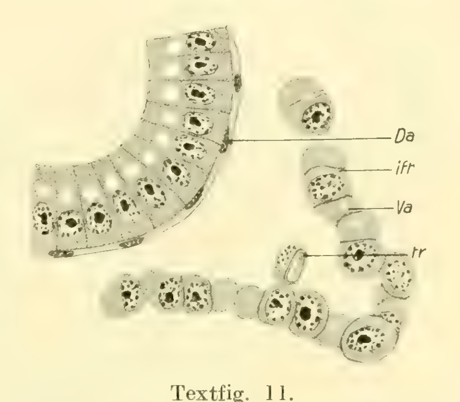
Gegen diese Ansicht Landois würde sprechen, daß bei Sphingidenraupen doch auch für die stärkeren Tracheenstämme die Durchlässigkeit für Gase experimentell nachgewiesen worden ist. Etwas Sicheres läßt sich darüber nicht sagen, da die Ansichten über die Respiration und die Beteiligung des Blutes an ihr noch nicht genügend geklärt sind, wie dies auch aus den Darlegungen Deegeners hervorgeht.

Darnach haben die älteren Autoren »die von den Wirbeltieren herübergenommene Auffassung, die noch Palmén vertritt, daß der Gasaustausch durch die Wand der Atmungsorgane derart stattfinde, daß dem umspülenden Blute allein die Aufgabe zufällt, die Atemgase aufzunehmen und abzugeben, und die Atmung der Zellen durch das Blut vermittelt werde«. Demgegenüber sind die neueren Autoren

der Ansicht, daß die Tracheencapillaren bis zu den einzelnen Zellen vordringen und dort direkt den Gasaustausch vollziehen, ohne daß das Blut als Zwischenträger eine Rolle spielt, die stärkeren Tracheen im wesentlichen also nur Leitbahnen für die Atemluft darstellen.

Wachstum, Vermehrung, Alter und Füllungszustand der Fettzellen.

Im Laufe des Larvenlebens nimmt das Corpus adiposum fortwährend an Umfang zu und erreicht seine größte Ausdehnung in der Larve dritten Stadiums, wenn diese kurz vor der Verpuppung steht. Diese Erscheinung, die ja auch für die andern metabolen Insekten gilt, ist dadurch zu erklären, daß dem Corpus adiposum während der Puppenruhe die wichtige Aufgabe zufällt, sich mit seinen Reservestoffen an dem Neuaufbau der Organe zu beteiligen.



Textfig. 11.
Innerer Fettkörper einer Larve 1. Stadiums, jugendliche Fettzellen in Schnüren angeordnet mit dichtem Plasma, gar keinen oder vereinzelten Vakuolen *Va*. Vergr.: 460.

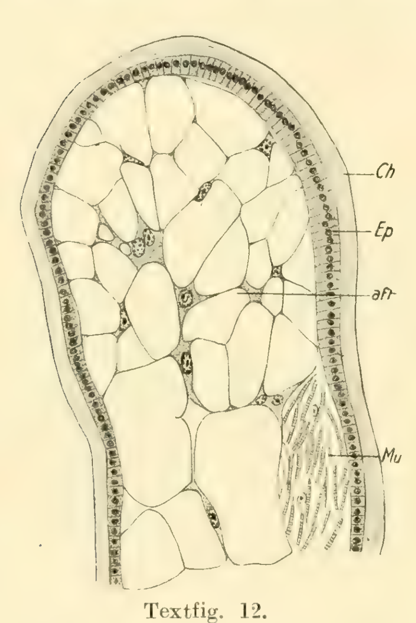
Aber auch bei der Imago kam das Corpus adiposum bei entsprechender Ernährung eine sehr starke Ausbildung erlangen, die derjenigen der Larve gleichkommt.

Ein sehr auffälliger Unterschied hinsichtlich der Ausdehnung des Corpus adiposum besteht zur Zeit der Eireife zwischen den beiden Geschlechtern. In dieser Zeit, also im Herbst und Winter (Blunck) ist unter sonst gleichen Bedingungen das Corpus adiposum des Weibchens ganz bedeutend reicher entwickelt als beim Männchen. Die im Corpus adiposum aufgespeicherten Reservestoffe sollen offenbar zur Ernährung der Eier während ihrer Ausbildung gebraucht werden. Dies ist besonders deshalb anzunehmen, weil die Eireife bei *Dytiscus* in eine Jahreszeit fällt, in der die Tiere nicht so reichliche Nahrung finden, die Eier aber zu ihrer Entwicklung eine große Menge Nährstoffe erfordern.

Je nach dem Alter und der Fettfüllung zeigen die Fettzellen ein sehr verschiedens Aussehen. In jugendlichem Zustand, bei Embryonen und eben geschlüpften Larven sind sie rund und in lockeren Schnüren, die in der Leibeshöhle flottieren, angeordnet (Textfig. 11, *ift*).

Solche jungen Fettzellen, wie sie in Textfig. 11 dargestellt sind, besitzen im Verhältnis zum Kern ein spärliches Plasma, das noch

frei von Fettröpfchen und Granulationen ist oder sie nur in ganz geringer Ausbildung aufweist. Sobald jedoch die Larve anfängt Nahrung zu sich zu nehmen, vermehren und vergrößern sich die Fettropfen, wodurch das Plasma gedehnt und damit die Zelle an sich größer wird. Die Zunahme der Fettropfen geht so weit, daß das Plasma schließlich nur noch als feine Lamelle zu erkennen ist (Textfig. 12, *aft*). Eine Vermehrung der Fettzellen selbst wurde zunächst nicht beobachtet, sie setzt erst ein, wenn die embryonalen Fettzellen das Höchstmaß ihres Fassungsvermögens erreicht haben.



Textfig. 12.
Äußerer Fettkörper *aft*, Querschnitt durch seitliche Randfalte einer Larve 1. Stadiums. Bindegewebiges Aussehen. Vergr.: 192.

Während der Zeit der Füllung zeigen die Kerne das Chromatin gleichmäßig in kleinen Körnchen verteilt, ein Zeichen aktiver Tätigkeit. Nach beendeter Füllung, etwa um die Zeit nach der ersten Häutung kommen die Zellen zur Ruhe, das Chromatin ist dann in großen Brocken zusammengezogen.

Nach der Häutung setzt eine starke Vermehrung der Zellen ein, so daß der anfängliche Unterschied in der Ausbildung zwischen der äußeren und inneren Partie jetzt verschwindet. Im weiteren Verlauf des Larvenlebens vergrößert sich das Corpus adiposum immer mehr und füllt schließlich alle Zwischenräume zwischen den Organen aus.

Auf Schnitten erscheinen bei solchen Stadien die Fettzellen ganz erfüllt von größeren und kleineren Fettkugeln. Das Plasma ist zu ganz dünnen Lamellen zusammengedrückt (Textfig. 12, *aft*). Die Zellgrenzen sind nicht mehr deutlich festzustellen.

Außer Fettkugeln finden sich bei solchen Stadien in den Fettzellen oft zahlreiche eosinophile Granulationen (Textfig. 13, *Gr*). Diese nehmen an Zahl und Größe zu, je mehr sich die Larve der Puppenreife nähert. Sie wachsen aus kleinen Anfängen zu bedeutender Größe heran und sind schließlich bei der verpuppungsreifen Larve reichlicher als Fettropfen vorhanden. Von diesen selbst finden sich dann nur noch kleine Vacuolen vor (Textfig. 13, *va*).

Diese Beobachtungen bei *Dytiscus* stehen im Einklang mit den Resultaten Berleses, der auch außer einem fortwährenden Wachstume der Fettzelle von dem Ausschlüpfen der Larve bis zum Übergang zur Puppe eine Vermehrung feststellte. Ebenso stimmt das Auftreten von Granulationen kurz vor der Verpuppung mit den Beobachtungen dieses Forschers überein. Dagegen konnte Auerbach bei Muscidenlarven eine Vermehrung der Fettzellen während des Larvenlebens nicht feststellen, nach ihm wachsen sie nur in der Größe.

Während der Puppenruhe behält das Corpus adiposum zunächst noch dasselbe Aussehen wie bei der alten Larve (Textfig. 13). Wie



Textfig. 13.

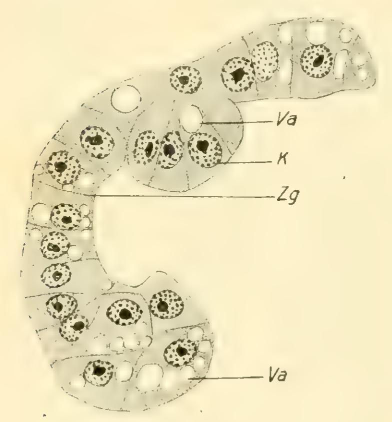
Schnitt durch einen Fettkörperlobus einer verpuppungsreifen Larve 3. Stadiums. Fettzellen gegeneinander deutlich abgegrenzt *zg*, zahlreiche und große Granula *Gr*, keine oder nur sehr kleine vereinzelte Fettvakuolen *Va*. Vergr.: 460.

bei dieser erfüllt es in großen Massen die ganze Leibeshöhle; die Zellen sind voll von eosinophilen Granulationen, während Fettkugeln nur in geringer Menge und Größe vorhanden sind. Über das Schicksal des Corpus adiposum während der Puppenruhe liegen eine Reihe größerer Untersuchungen vor. Die Ansichten sind jedoch sehr verschieden. In erster Linie spielt die Frage, ob der Fettkörper eine Histolyse erleidet oder intakt bleibt, eine Rolle.

Nach Kowalevsky, van Rees und Pérez werden die Fettzellen durch leukocytäre Phagocytose aufgelöst. Weismann, Kunckel, Ganin und Viallanes geben an, daß das ganze Corpus adiposum aufgelöst wird. Dabei soll die Membran der Fettzellen zerreißen und

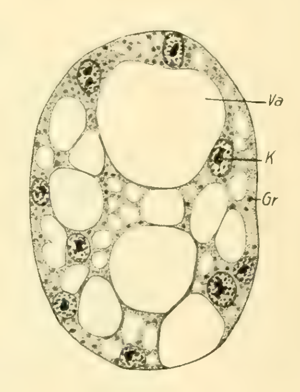
ihr Inhalt sich in die Leibeshöhle ergießen, um zum Aufbau der andern Organe zu dienen. Auch nach Anglas, Terre und Berlese vollzieht sich die Auflösung ohne Beteiligung der Leukocyten.

Aus dem mir zur Verfügung stehenden Material ging deutlich hervor, daß der größte Teil des Fettkörpers nicht abgebaut wird, sondern kaum verändert in die Imago übergehen kann; denn frisch geschlüpfte Butterkäfer, die noch keine Nahrung von außen aufgenommen haben, zeigen oft ein reichlichs Corpus adiposum, das größtenteils noch dasselbe Aussehen wie bei der alten Larve hat. Die Zellen sind voll von großen eosinophilen Granulationen und haben nur wenige kleine Fettropfen.



Textfig. 14.

Schnitt durch einen Teil des inneren Fettkörpers im Hungerzustand. Fettzellen stark verkleinert, gegeneinander deutlich abgegrenzt *Zg*, in dem dichten Plasma nur vereinzelte kleine Vakuolen *Va*. Vergr.: 384.



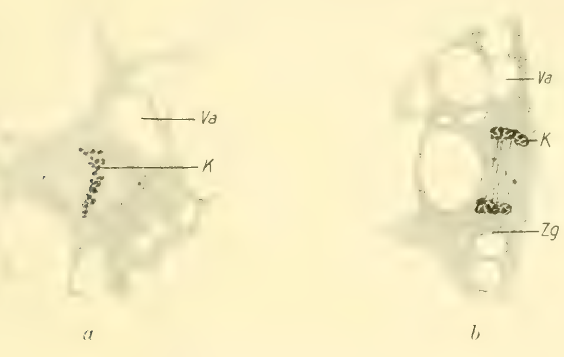
Textfig. 15.

Fettzellen einer Larve 3. Stadiums bei starker Fettfüllung. Fettgrenzen undeutlich. Im Plasma eosinophile Granulationen *Gr*. Vergr.: 320.

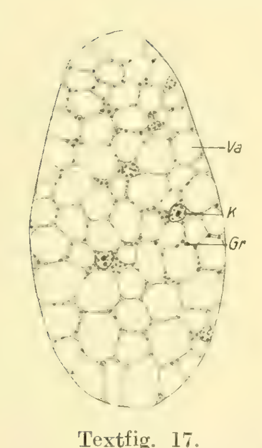
Auf solchen Stadien zeigte sich ein auffallender Unterschied innerhalb der Loben selbst, also ganz benachbarter Teile. Dieser besteht darin, daß an manchen Stellen weniger Granulationen, dafür aber größere Fettropfen vorhanden sind (Fig. 18, *va*). Auf späteren Stadien ließ sich diese Erscheinung nie beobachten, die einzelnen Loben hatten als solche ein gleiches Aussehen.

Auch bei der Imago zeigen die Fettzellen je nach dem Ernährungszustand ein wechselndes Bild. Nach längerer Hungerperiode bekommt das Corpus adiposum ein Aussehen, welches an das im embryonalen Zustand erinnert, nur daß die Zellen nicht so abgerundet und locker aneinander gereiht sind. Die während dieser Zeit sehr kleinen Zellen sind in schmalen Schnüren angeordnet (Textfig. 14). Fettropfen und

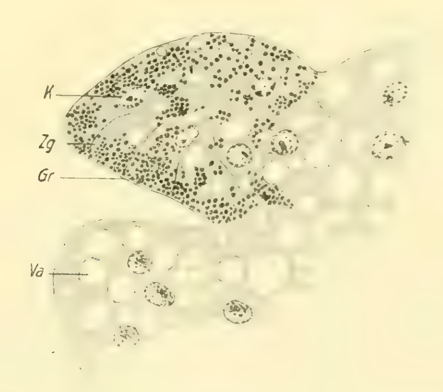
eosinophile Granulationen schwinden schließlich vollständig. Das Plasma ist dann feinkörnig dicht. Die Zellgrenzen (Textfig. 14, *Zg*) sind deutlich wahrnehmbar, die Zellen selbst haben polyedrische oder kubische Gestalt.



Textfig. 16 *a* u. *b*.
Mitotische Teilungsfiguren im Fettkörper. Vergr.: 840.



Textfig. 17.
Schnitt durch einen Fettkörperlobus einer Imago bei starker Fettfüllung. Starke Vakuolisierung des Plasmas. Vergr.: 187.



Textfig. 18.
Schnitt durch einen Lobus einer Imago zeigt einen auffallenden Unterschied hinsichtlich der Fettfüllung und Granulationen benachbarter Teile des Lobus. Vergr.: 320.

Bei guter Fütterung der Tiere zeigen sich bald im Plasma unregelmäßig verteilte sehr feine Fetttröpfchen. Diese werden allmählich zahlreicher und nehmen an Größe zu, wobei das Plasma maschenartig auseinander getrieben wird (Textfig. 15). Ist die Fettfüllung fortgeschritten, so beobachtet man auch eosinophile Granulationen, die zunächst vereinzelt und sehr klein sind (Textfig. 15, *Gr*).

Eine Vermehrung der Fettzellen selbst tritt erst ein, wenn ein gewisser Füllungszustand erreicht ist. Die Zellteilung erfolgt mitotisch (Textfig. 16*a* u. *b*). Zahl und Größe der Granulationen nehmen kurz nach der Zellvermehrung sehr zu. Die Fettfüllung und die damit zusammenhängende Deformierung der Zellen geht so weit, daß die Zellgrenzen nur sehr schwer nachweisbar sind. Das Corpus adiposum macht dann den Eindruck eines Syncytiums (Textfig. 15, 17). Als solches wird es, wie schon erwähnt, von einer Reihe von Autoren als dauernde Form beschrieben. Auch der Kern behält nicht seine ursprüngliche runde Form bei, sondern wird oft stark gepreßt und erhält bisweilen eine halbmondförmige Gestalt. Im Ruhezustand erscheint der Kern als helles Bläschen, das Chromatin ist in feinen Körnchen an der Peripherie gelagert, der Nucleolus ist verhältnismäßig groß und nimmt Farbstoffe intensiv auf. Während der Sekretion verteilt sich das Chromatin im Innern des Kerns. PÉREZ beobachtete bei älteren Larven von *Formica rufa* und HENNEGUY bei der Larve und Puppe von *Anthonomus pomorum* und bei Hymenopteren eine starke Verästelung der Kerns während der Secretion. Bei den Fettzellen von *Dytiscus* wurde nie eine solche Verästelung des Kerns wahrgenommen, dieser war stets rund oder höchstens, wie schon erwähnt, durch Pressung deformiert. Damit stimmen die Beobachtungen BERLESEs bei einer ganzen Reihe von Coleopteren überein. Nach ihm verlieren die Kerne nie ihre Form und sind rund oder oval.

Harnkonkremente.

Charakteristisch für den Fettkörper der Insekten ist das Vorkommen von Harnkonkrementen. Sie sind bei allen Insektengruppen gefunden worden, sollen jedoch nach FABRE nicht bei allen Insekten vorkommen. Auch MARSHAL macht darauf aufmerksam, daß sich nahverwandte Tiere in derselben Gruppe durchaus verschieden verhalten. So enthält das Corpus adiposum von fleischfressenden Wespenlarven keine Harnsäure, dagegen findet sie sich im Fettkörper der Bienen. Nach LANDOIS sind die Harnkonkremente zuerst von KÖLLIKER bei *Lampyris* gefunden worden. Vorher hat sie jedoch MILNE-EDWARDS 1833 schon beschrieben. In den zahlreichen Untersuchungen über die Harnkonkremente gehen die Angaben über ihre Beziehungen zur Fettzelle und zum Fettkörper selbst sehr auseinander. In erster Linie ist dabei die Frage wichtig, ob die Harnkonkretionen in besonderen Harnzellen oder in den Fettzellen gebildet werden, ob sie dabei in besonderen Vacuolen oder im Plasma sich bilden, und ob da wieder besondere Teile des Fettkörpers

berücksichtigt werden, oder ob der Fettkörper nur zu gewissen Zeiten befähigt ist, Harnsäure zu speichern.

Nach dem Bau und ihrer Funktion unterscheidet PHILIPTSCHENKO im Fettkörper zwei Abschnitte: außer den eigentlichen Fettzellen noch besondere Harnzellen, in denen die Stoffwechselprodukte abgelagert werden und die seiner Meinung nach nur ausnahmsweise durch Umwandlung aus Fettzellen entstehen können. Diese Harnzellen erreichen nach ihm bei den Collembolen eine Größe von 250 μ, sie enthalten in Vacuolen mit deutlicher Wandung Konkremente, die optisch als doppelbrechende Sphärokristalle anzusehen sind. Ebenso beschreiben BERLESE und HENNEGUY bei Hymenopteren und CUÉNOT bei Orthopteren besondere von den Fettzellen getrennte Harnzellen.

WILLEM bestätigt das Vorkommen von Harnkonkrementen in Vacuolen, ist jedoch der Ansicht, daß es dieselben Elemente sind, die sowohl Fettkugeln als auch Harnkonkremente enthalten.

Auch MARSHAL fand die Harnkonkremente bei verschiedenen Wespen in Vacuolen von ungewandelten Fettzellen. Das Vorhandensein von Harnkonkrementen im Fettkörper sieht er als eine vorübergehende, nur während der Metamorphose vorkommende Erscheinung an, da er bei den Coleopteren die Harnkonkremente erst bei der Verpuppung auftreten sah.

Diese Beobachtung stimmt mit der von FABRE überein. Er nimmt an, daß der Fettkörper während der Metamorphose ganz die Funktion der MALPIGHIschen Gefäße übernimmt und seine exkretorische Fähigkeit dauernd beibehält. Er sieht das Corpus adiposum geradezu als ein selbständiges Exkretionsorgan an.

Derselben Ansicht ist KATHARINA SAMSON. Sie fand bei alten Puppen, deren MALPIGHIsche Gefäße bereits wieder secernierten, die Zellen des Fettkörpers zu Harnsäcken umgewandelt, deren Kristallinhalt dem der larvalen MALPIGHIschen Gefäße gleicht. Sie zieht daraus den Schluß, daß die Fettzellen einen Funktionswechsel durchmachen und die Aufgabe der larvalen Vasa MALPIGHI übernehmen.

Nach SIRODOT sollen die Urate in den Fettzellen nur vorübergehend vorhanden sein.

Die bisher erwähnten Autoren, zu denen sich noch SCHÄFFER und PÉREZ gesellen, nehmen an, daß es sich um ein Unschädlichmachen von irgendwelchen Excreten durch Einschluß in den Fettkörper handelt. Dagegen deutet BERLESE das Vorkommen der Harnkonkremente nicht als eine excretorische Funktion des Fettkörpers, sondern hält sie für Produkte einer intracellulären Verdauung. Da die larvalen

MALPIGHIschen Gefäße in Auflösung begriffen sind, könnten die harnsauren Salze in der Puppe nicht beseitigt werden und die festen Urate blieben deshalb während einer mehr oder weniger langen Zeit in der Zelle.

Die chemische Beschaffenheit der Konkremente ist wiederholt untersucht worden. Nach PHILIPTSCHENKO lösen sie sich bei den Collembolen leicht in Wasser und Säure, während SOMMER und WILLEM behaupten, daß sie in Wasser unlöslich sind. Mit Hilfe der Murexidreaktion haben TULLBERG, WILLEM und PHILIPTSCHENKO nachgewiesen, daß es sich um Harnsäureverbindungen handelt, nicht etwa um einen Xanthinkörper. PHILIPTSCHENKO vermutet, daß sie aus einem Natriumsalz der Harnsäure bestehen.

Die Bildung der Konkremente vollzieht sich nach SAINT-HILAIRE in der Weise, daß sich um einen Kern die kristallisierende Substanz ansammelt. Auch MARSHAL fand bei Hymenopteren im Innern der Konkremente eine Art Kern, von dem aus radiäre Strahlen ausgehen. Bei Behandlung mit Essigsäure lösten sie sich allmählich auf, bis schließlich nur eine zarte Membran übrigblieb, die das Kügelchen umgeben hatte.

Versuche von PHILIPTSCHENKO bei *Periplaneta*, eine Änderung der Quantität der Harnkonkremente in den Harnzellen herbeizuführen, führte zu keinem Ergebnis. Es ließ sich jedoch feststellen, daß bei längerem Hungern die Harnsäure an Menge zunimmt.

Auch bei *Dytiscus* finden sich häufig Harnkonkretionen. Das Vorkommen ist jedoch nicht regelmäßig, sie finden sich vorwiegend bei älteren Tieren. Durch dunklere Färbung lassen sich leicht die Stellen im Fettkörper, die Harnkonkretionen enthalten, schon äußerlich erkennen. Besonders finden sich diese in der Nähe des Seitenrandes und im Corpus adiposum der Bauchseite, während die übrigen Stellen fast stets frei von Harnsäure sind. Diese Konkretionen liegen nicht in besonderen Harnzellen, sondern befinden sich innerhalb der Fettzellen selbst und zwar im Plasma, nicht in gesonderten Vacuolen. Sie durchsetzen nicht gleichmäßig den Fettkörper, sondern sammeln sich vorzugsweise an den peripheren Teilen der Loben.

Es sind kleine, gelbbraune Körnchen, die, wie die Murexidprobe zeigte, aus einer Harnsäureverbindung bestehen.

Granula.

Eine wichtigere Rolle als die Harnkonkremente spielen die sog. Granulationen in den Zellen des Corpus adiposum. Über ihre Bedeutung herrscht in der Literatur keine übereinstimmende Ansicht. Zuerst

wurden sie von LEYDIG erwähnt, der in den Zellen des Fettkörpers verschiedener Arthropoden »kristalline Plättchen einer eiweißartigen Substanz« fand.

Eine besondere Beachtung finden die Granula in den Studien über die Metamorphose. Eine wichtige Rolle spielen sie in den Arbeiten ALTMANNS und seiner Schüler, die sie in engen Zusammenhang mit der Fettsynthese bringen. ALTMANN sieht in den Granula vitale Bestandteile der Zelle, die von kleinen für uns unsichtbaren Anfangsformen zu oft ansehnlichen Dimensionen auswachsen können. Nach ihm sollen der Fettumsatz, die Eiweißbildung, sowie auch der Umsatz von Kohlehydrat an die Granula gebunden sein. Diese sollen durch Intussusception wachsen und sich durch Teilung vermehren können. Die Granulalehre ALTMANNS, besonders ihre Beziehung zum Fettumsatz, hat, wenn auch in abgeänderter Form, bis in die neueste Zeit zahlreiche Anhänger gefunden. ALTMANN, METZNER und STARKE nehmen an, daß das Fett in gelöster Form an die Fettzellen gelangt und hier durch die Tätigkeit der Granula gespeichert wird.

BOGDANOFF betrachtet die eosinophilen Granulationen als ein vorläufiges Stadium der Fettbildung. Die eosinophilen Körnchen sollen sich selbst in Fettkörnchen umwandeln und in Tropfen zusammenfließen. Er vermutet, daß die Granula dotterähnliche Kernsecretionsprodukte in Zellen sind, die bis zu einem gewissen Grade ihren embryonalen Charakter bewahrt haben.

Nach POSPJELOFF, der sich im wesentlichen der Ansicht BOGDANOFFS anschließt, sind beim Fettkörper von *Dytiscus* die Granula um die Fettvacuolen gelagert und dringen sogar in diese ein.

Eine Beteiligung der eosinophilen Granulationen an der Fettbildung wird von PHILIPTSCHENKO auf Grund seiner mikrochemischen Beobachtungen am Fettkörper der Collembolen bezweifelt. Er konnte feststellen, daß es sich bei den Granulationen um einen eiweißartigen Körper handelt, jedoch nicht um Eiweiß selbst. Da er bei den Dotterkügelchen in den Ovarien von Collembolen dieselben mikrochemischen Resultate erhielt wie bei den Granulationen, da beide in bezug auf ihr Verhalten zu Anilinfarben viel Ähnlichkeit zeigen, kommt er zu der Ansicht BOGDANOFFS, daß es sich bei den eosinophilen Granulationen um »dotterähnliche Produkte« handelt. Er sieht sie als selbständige Ablagerung von Reservestoffen an, »welche ihrer Bedeutung nach den Vorräten an Fett im Organismus vollständig gleichwertig sind«.

Ganz ähnlicher Ansicht sind KOLLMANN, PÉREZ und BERLESE, die auch in den Granulationen Reservestoffe sehen, die während des Hungerns

der Larve oder der Imago als Nahrung oder während der Puppenruhe zum Aufbau der neuen Organe dienen.

Bei Dytiscus finden sich die Granulationen im Fettkörper der Imago und der Larven, die kurz vor der Verpuppung stehen, während sie den übrigen fehlen. Es sind stark lichtbrechende Kügelchen von verschiedener Größe, die sich besonders mit sauren Anilinfarben färben. Sie liegen im Plasma unregelmäßig verteilt, oft um den Kern herum gruppiert. Ein Eindringen in die Fettvacuolen, wie es Pospjeloff beschreibt, konnte nicht beobachtet werden. Die Größe der Granulationen kann sehr verschieden sein, von den kleinsten kaum wahrnehmbaren Körnchen findet man alle Übergänge bis zu außerordentlich großen Granula. Das Auftreten von Granulationen bei der verpuppungsreifen Larve geht verhältnismäßig schnell vor sich, so daß bald die ganzen Fettzellen erfüllt sind und die Fettvacuolen bis auf geringe Reste verschwinden (Textfig. 13, *va*). Das mikroskopische Bild der großen Granulationen deutet darauf hin, daß sie durch Verschmelzen mehrerer kleinerer entstanden sind.

Diese großen Granulationen werden von Viallanes und van Rees für Zellelemente angesehen, eine Ansicht, der sich auch Henneguy anschließt. Er beobachtete innerhalb der großen Granula runde Flecke, die sich stärker färben als das übrige und eine Ähnlichkeit mit Kernen haben. Die in Form von Granula gespeicherten eiweißartigen Reservestoffe dienen offenbar mit zum Aufbau der imaginalen Organe. Nach beendeter Puppenruhe finden sie sich nur noch in geringer Menge und werden bei der Imago durch die Fettkugeln ersetzt, aber auch im imaginalen Fettkörper sind sie fast immer noch nachweisbar.

Außer den Granulationen wurden von Weismann im Fettkörper sog. »Körnchenkugeln« beobachtet. Kowalewsky betrachtet sie als Leukocyten, die in die Fettzellen eingedrungen sind und diese zerstören. Das Einwandern von Leukocyten in Fettzellen wurde auch von van Rees, Lowne und Pérez beschrieben. Nach Lowne sollen sich die Leukocyten innerhalb der Fettzellen vermehren.

Anderseits wurde von de Bruyne, Terre, Supino, Anglas und Berlese das Eindringen von Leukocyten in die Fettzellen nie oder nur sehr selten beobachtet. Die Auflösung des Fettkörpers ist nach Terre mit karyolytischen Erscheinungen und der Umwandlung des Zellplasmas zu einer Flüssigkeit verbunden, in der zahlreiche Fetttropfen schwimmen. Berlese betrachtet die Körnchenkugeln ebenso wie die Granulationen als Eiweißtropfen. Die in den Körnchenkugeln als Phagocytenkerne angesehenen Gebilde hält er für »Pseudonuclei«.

Im Fettkörper von *Dytiscus* wurden Körnchenkugeln nur in geringer Zahl gefunden. Trotzdem geht aus dem Vorhandensein von in die Fettzellen eingewanderten Leukocyten hervor, daß jedenfalls Phagocyten an der Auflösung beteiligt sind. In den Körnchenkugeln waren mitunter deutliche Kerne sichtbar. Das larvale Corpus adiposum wird jedoch nicht vollständig aufgelöst, es findet sich zum großen Teil bis in die Imago erhalten.

Vermehrung der Fettzellen.

Die Angaben in der Literatur über die Vermehrung der Fettzellen stimmen nicht überein. Nach WEISMANN vermehren sich bei den Musciden die Fettzellen nicht, wenigstens hat er nie darauf hinweisende Erscheinungen bemerken können. Wie die Zellen beim Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei waren, so fand er sie auch während der ganzen Larvenperiode. Sie wachsen nur und füllen sich mit Fett an.

Die bedeutende Massenzunahme der Fettkörpers erfolgt nach AUERBACH ebenfalls nicht unter Vermehrung der Zellen, bzw. der Kerne, wie es sonst beim Wachstum von Organen zu sehen ist, sondern nur durch Vergrößerung der einzelnen Zellen, »es ist eine wahre Hypertrophie der Zellen und demnach die ausgewachsene Larve ein hypertropher Embryo«.

Auch PÉREZ stellte bei den Musciden fest, daß sich die Fettzellen nicht vermehren. Die Zellen des Fettkörpers nehmen nur durch Aufnahme von Fett an Größe zu.

Dagegen fand JANET bei den Musciden Fettzellen in amitotischer Teilung.

Teilungen der Fettzellen wurden auch von mehreren andern Autoren beobachtet. So fanden HOLMGREN und POYARKOFF Vermehrung auf mitotischem Wege.

Dagegen sollen nach CARNOY im Fettkörper der Insekten nur amitotische Teilungen vorkommen. Er hat niemals Karyokinese bei den Fettzellen gesehen. Die von ihm beobachteten direkten Teilungen des Kerns können sich mehrmals wiederholen, bevor sich das Plasma teilt; es entstehen so vielkernige Zellen, die zwei bis zehn und mehr Kerne enthalten.

Eine reiche Vermehrung der Fettzellen durch Karyokinese hat BERLESE bei den Lepidopteren und Coleopteren während der larvalen Häutung, besonders während der dritten, beobachtet.

Im Fettkörper von *Dytiscus* konnten beide Arten der Teilung festgestellt werden, bei Larven direkte Teilung in ähnlicher Weise, wie sie von CARNOY beschrieben ist. Wie bereits erwähnt, finden sich

diese Teilungen in jugendlichen Larven bei beginnender Fettfüllung. Kurz vor der Teilung vergrößern sich die Kerne, es teilen sich zunächst die Nucleolen, dann erst die Kerne selbst. Auch hier erfolgen die Teilungen des Plasmas in ähnlicher Weise, wie sie von CARNOY beobachtet wurde. Die imaginalen Fettzellen teilen sich auf karyokinetischem Wege. Teilungsfiguren sind jedoch nur selten zu sehen, weil offenbar die Vermehrung periodisch auftritt. Bei Tieren, die nach einer längeren Hungerperiode gut gefüttert wurden, war fast der ganze Fettkörper in Teilung begriffen (Textfig. 16 a, b).

Die Oenocyten.

Literaturüberblick.

Für die von WIELOWIEJSKI zuerst als Oenocyten bezeichneten Zellen finden sich in der Literatur die verschiedensten Benennungen. FABRE, SIRODOT, KÖLLIKER, TARGIONI-TOZZETTI und HABERLANDT beschreiben diese Zellen, ohne ihnen einen bestimmten Namen beizulegen. LANDOIS nennt sie wegen ihrer engen Beziehung zu den Tracheen »Respirationszellen«, GRABER bezeichnet sie wegen ihrer Lage innerhalb des Fettkörpers als »eingesprengte Zellen«, TICHOMIROW beschreibt sie als »Drüsenkörper«, PEKARSKI als »Peritrachealzellen«, VERSON als »hypostigmatische und epigastrische«, später »postlarvale Drüsenzellen«, KOWALEWSKY als »Drüsenzellen«, KARAWAIEW als »Subhypodermalzellen«. Schon PEKARSKI weist darauf hin, daß die von ihm als peritracheale Zellen beschriebenen Elemente dieselben sind, die von TICHOMIROW Drüsenkörper, von KOWALEWSKY Drüsenzellen und von WIELOWIEJSKI Oenocyten genannt werden. Nicht viel später spricht GRABER dieselbe Meinung aus. Er fügt noch hinzu, daß auch die von VERSON und BISSON beschriebenen hypostigmatischen Drüsenzellen typische Oenocyten sind. KOSCHEVNIKOV weist zuerst darauf hin, daß diese von den Forschern so verschieden benannten Zellen identisch sind. Die Geschichte der Oenocytenliteratur ist ausführlich von PÉREZ (1903), HENNEGUY und besonders von RÖSSIG (1904) behandelt worden. In neuerer Zeit haben sich außer BERLESE und VERSON ausführlich WEISSENBERG bei *Torymus nigricornis* und STENDELL bei *Ephestia kuehniella* mit den Oenocyten beschäftigt.

Anordnung und Beziehung zum Fettkörper.

Das Vorkommen von Oenocyten ist bei fast allen Insektengruppen festgestellt worden, die Art ihrer Anordnung ist jedoch verschieden. So finden sie sich z. B. nach KOSCHEVNIKOV bei *Apis*, nach WEISSENBERG

bei *Torymus* und nach Berlese bei der Larve von *Monodontomerus nitens* regellos im Fettkörper verteilt. Bei den Ameisen sind sie nach Anglas, Berlese und Pérez anfangs in segmentalen Gruppen fixiert, werden jedoch zu Beginn der Metamorphose amöboid und ververteilen sich im Fettkörper. Für die Mehrzahl der Insekten aber fand man eine dauernde segmentale Anordnung in der Nähe der abdominalen Stigmen. Wheeler findet die Oenocyten bei Phryganidenlarven und Verson bei *Bombyx* in Traubenform an Tracheen befestigt. Stendell beschreibt bei jungen Larven von *Ephestia* kurze segmental angeordnete Zellbänder von je vier bis sechs Zellen.

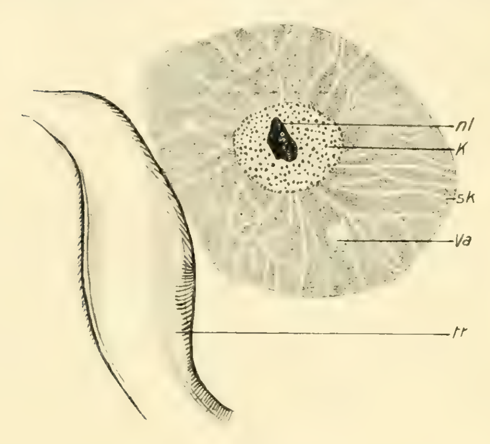
a) der larvalen Oenocyten.

Bei *Dytiscus marginalis* weicht die Anordnung der larvalen Oenocyten von der bisher beschriebenen Art ab. Hier finden sich die Zellen in Form eines zusammenhängenden Bandes, das sich auf beiden Seiten des Körpers unterhalb der Tracheenlängsstämme vom ersten bis siebenten Abdominalsegment hinzieht und zu den einzelnen Stigmen hin kurze Seitenzweige entsendet Textfig. 1, *Oe* zeigt auf einem Querschnitt durch eine Larve die Lage im Körper, in der Nähe der Tracheenlängsstämme (*tl*). Wegen seiner gelben Färbung läßt sich das Band leicht auch makroskopisch in seinem ganzen Verlauf verfolgen. Die durch Chloroform getötete Larve wurde nach der von Bauer angegebenen Methode in Paraffin fixiert. Mit der Schere wurde die Rückendecke des Abdomens in der Segmentfalte zwischen Metathorax und dem ersten Abdominalsegment samt der Rückenmuskulatur durchschnitten und im Zusammenhang zurückgeklappt. Nach Entfernung der Tracheenlängsstämme wird nun das Band, das sich durch seine gelbbraune Farbe von dem weißlichen Fettkörper abhebt, sichtbar. Die Abzweigungen finden sich dicht vor den Stellen, wo die vom Stigma kommende Trachee in den Tracheenlängsstamm einmündet. Hier zeigt das Band selbst eine geringe Verbreiterung (Textfig. 2, *Oea*). Das Oenocytenband hat eine Breite von drei bis vier Zellen. Die gelbe Farbe verblaßt sehr bald in 60%. Alkohol, so daß das Band kaum noch vom umgebenden Fettkörper unterschieden werden kann.

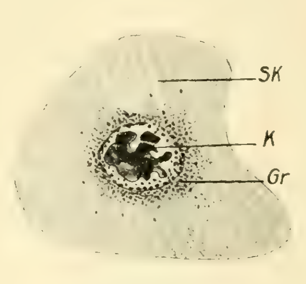
Struktur der Zellen.

Die Struktur der Oenocyten deutet darauf hin, daß es sich um Zellen mit drüsiger Funktion handelt. Das Plasma ist feinkörnig und dicht. Es wird durchzogen von zahlreichen feinen Kanälen, die sich von dem meist central gelegenen Kern aus strahlenförmig zur

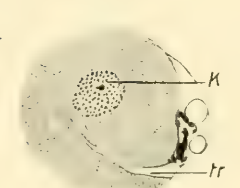
Peripherie hinziehen, indem sie sich mehrfach verzweigen und miteinander anastomosieren (Textfig. 19, 20, 22, *sk*). Außerdem finden sich mehr oder weniger zahlreiche Vacuolen (Textfig. 19, 23, 24, 25, *va*). Häufig sind im Plasma dunkel gefärbte Körnchen zu sehen, die den



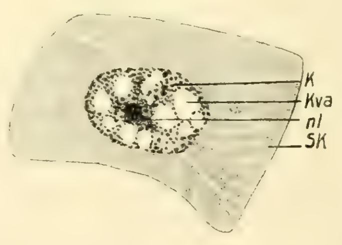
Textfig. 19.
Larvale Önocytenzelle mit Sekretkapillaren *sk* und vereinzelten Vakuolen *Va*. Vergr.: 840.



Textfig. 20.
Larvale Önocytenzelle mit Sekretkapillaren *sk*, Kern *K* mit einem Hof von Sekretkörnchen *Gr* umgeben. Vergr.: 840.



Textfig. 21.
Larvale Önocytenzelle. Eindringen einer Tracheenendkapillare *tr* in dieselbe. Vergr.: 840.



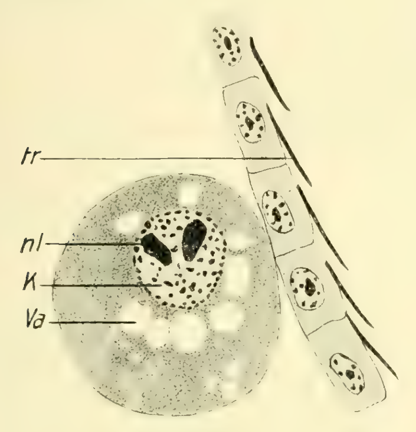
Textfig. 22.
Larvale Önocytenzelle mit deutlichen Vakuolen innerhalb des Kerns *Kva*. Plasma durchzogen von Sekretkapillaren *sk*. Vergr.: 840.

Kern in dichter Zone umgeben können (Textfig. 20, *gr*), deren Natur aber noch unklar ist. Der Kern ist verhältnismäßig groß und gegen das Plasma deutlich abgegrenzt. Es finden sich in ihm ein oder mehrere Nukleolen.

Funktionelle Änderung in Kern und Plasma.

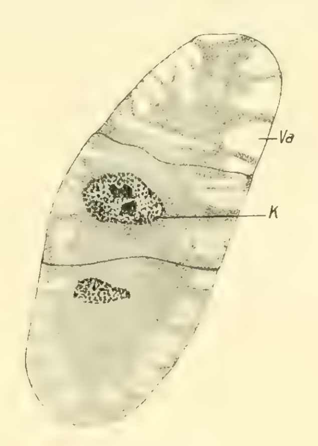
Kern wie Plasma zeigen ein wechselndes Aussehen, das offenbar durch ihre Funktion bedingt ist. Stendell erklärt nach seinen Beobachtungen bei *Ephestia* die Kanäle im Plasma, die er erst während

des Puppenstadiums auftreten sah, in der Weise, daß das Sekret, das vorher in Form von Vacuolen auftritt, seine Konsistenz verändert hat. Er nimmt dabei an, daß es während des Puppenstadiums sehr viel flüssiger als vorher ist, und daß gleichzeitig das Plasma an Dichtigkeit



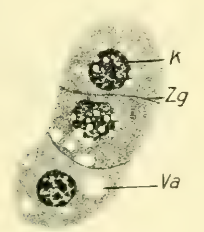
Textfig. 23.

Larvale Önocytenzelle mit wenigen Kapillaren gegen zahlreiche Vakuolen, besonders in der Nähe des Kerns. Vergr.: 840.



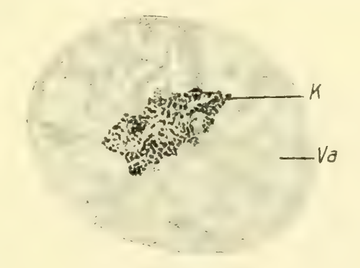
Textfig. 24.

Larvale Önocyten mit Vakuolen *Va* am Rande der Zelle. Vergr.: 840.



Textfig. 25.

Imaginale Önocyten. Vakuolen im Kern *k* und Plasma *Va*, vereinzelte Sekretkapillaren sichtbar. Vergr.: 840.



Textfig. 26.

Larvale Önocytenzelle mit verästeltem Kern *K* und reichem Chromatingehalt. Stark erweiterte Sekretgänge. Vergr.: 840.

verliert. Er glaubt nicht, »daß es sich um vorgebildete Kanäle handelt, sondern daß das Secret in Bächen das Plasma durchströmt und nach seiner Auslaugung durch chemische Eingriffe dann in den fixierten Präparaten diese Bahnen als lichte Kanäle zurückbleiben«. Das Vorkommen von deutlichen Vacuolen innerhalb des Kerns (Textfig. 22, 25, *Kva*) deutet darauf hin, daß die Produktion des Secrets zum Teil im Kern liegt, wie dies von Verson und Stendell auch angenommen wird. Die Vacuolen im Plasma zeigen sich besonders zur Zeit der

Puppenruhe und weisen auf eine gesteigerte Secretionstätigkeit hin, wo das Secret nicht mehr durch die Kanäle abgeleitet werden kann.

Verschiedene Forscher haben bei den Oenocyten starke Verästelungen der Kerne beobachtet, jedoch sie in verschiedenem Sinne gedeutet. So bringen sie Rössig, Verson und Stendell in direkten Zusammenhang mit der Secretion, während Weissenberg in Übereinstimmung mit Berlese sie als Zeichen von Chromatolyse auffaßt. Auch bei den Oenocyten von *Dytiscus* wurden derartige Kernverästelungen beobachtet (Textfig. 26, *k*). Das verhältnismäßig seltene Auftreten dieser Erscheinung und die Unwahrscheinlichkeit der Annahme, daß das im Kern produzierte Secret durch eine so gewaltsame Kontraktion des Kerns ins Plasma ausgestoßen wird, weisen eher auf die Deutung im Sinne Berleses und Weissenbergs hin.

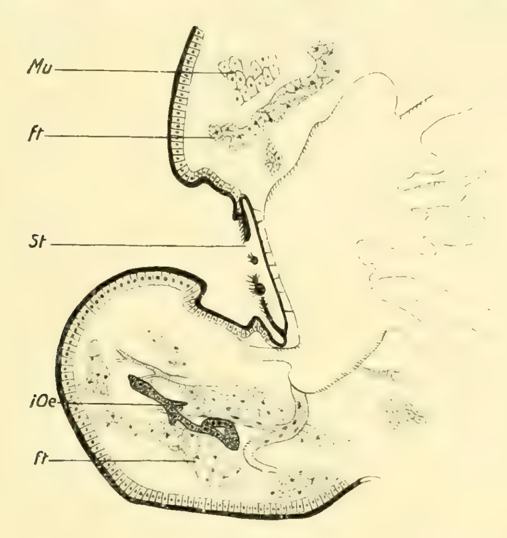
Die Oenocyten werden von zahlreichen Tracheen aufgesucht, deren feinste Verästelungen in die Zellen selbst eindringen können. Dies wurde auch von Landois und Stendell beobachtet. Aus diesem Grunde sieht Landois diese Zellen als Tracheenend- oder Respirationszellen an.

b) der imaginalen Oenocyten.

Bisher war nur von larvalen Oenocyten die Rede. Außer ihnen unterscheidet Koschevnikov nach dem Zeitpunkt ihres Auftretens »imaginale Oenocyten«. Schon Wielowiejski spricht nach dem Unterschied in der Größe von »großen« und »kleinen Oenocyten«. Für die imaginalen Oenocyten findet sich bei Verson die Bezeichnung »epigastrische«, später »postlarvale Drüsenzellen«. Die Frage, ob es sich bei diesen beiden Arten von Drüsenzellen um zwei getrennte Generationen handelt, oder ob die eine Art direkt aus der andern hervorgeht, ist nach verschiedener Richtung beantwortet worden. Während nach Pérez und Poyarkoff die imaginalen Oenocyten aus den larvalen hervorgehen, berichtet die Mehrzahl der Autoren, besonders Koschevnikov, Karawaiew, Verson, Weissenberg, Rössig und Stendell von ihrem unabhängigen Auftreten.

Bei *Dytiscus* erscheinen die imaginalen Oenocyten zuerst in der verpuppungsreifen Larve, wenn diese sich anschickt, das Wasser zu verlassen, um an Land ihr Puppenlager herzurichten. Sie finden sich im zweiten bis siebenten Abdominalsegment unterhalb der Stigmen (Fig. 27, *iOe*). Der Lage nach würden sie den hypostigmatischen Drüsenzellen Versons entsprechen. Dieser Autor bezeichnet jedoch damit larvale Oenocyten, während es sich hier um imaginale handelt. Sie

sind in einem lockeren Maschenwerk angeordnet, das aus einzelligen Bändern zusammengesetzt ist. Auf Schnitten heben sich die Zellen durch ihre intensive Färbung sehr deutlich vom Fettkörper ab, in dem



Textfig. 27.

Querschnitt durch den Seitenrand einer Imago. Lage der imaginalen Önocyten *iOe* unterhalb des Stigmas *st*. Vergr.: 67.

sie vollständig eingebettet sind. Hinsichtlich der Struktur zeigen sie ähnliche Verhältnisse wie die larvalen Zellen. Durch die geringe Größe treten sie jedoch hier nicht so deutlich hervor. Das Plasma ist so feinkörnig, daß es fast homogen erscheint. Der auch hier central gelegene Kern ist verhältnismäßig groß und rund (Textfig. 25, *k*).

Größenverhältnis.

Die Larvaloenocyten zeichnen sich allgemein durch ihre enorme Größe aus. Nach Koschevnikov messen sie in der Puppe der Bienenkönigin bis 176 μ. Im Verhältnis zur Größe des Tieres fand sie Rössig bei Gallenwespenlarven noch bedeutender. Hier erreichen sie bis ein Fünftel der Gesamtlänge des Tieres, sie werden bis zu 150 μ groß.

Auch bei *Dytiscus* gehören die larvalen Oenocyten zu den größten Elementen des Körpers. Sie messen hier bis 68 μ. Bei der Larve ersten Stadiums haben sie die durchschnittliche Größe von 30 μ. Bis zur Verpuppung wachsen sie bis auf 50 μ heran. Nach dem Ende der Puppenruhe zu nehmen sie bis zum Ausschlüpfen der Imago ab. Bei einer eben geschlüpften Imago waren die Zellen im Durchschnitt nur

25 μ groß, sind also selbst unter die Größe des ersten Larvenstadiums herabgesunken. In den ersten Wochen jedoch wachsen sie wieder zu bedeutender Größe an, erreichen dann erst ihre Maximalgröße.

Die imaginalen Oenocyten sind im Durchschnitt kleiner als die larvalen Zellen. Nach Koschevnikov sind sie fünfmal so klein wie die larvalen Oenocyten. Auch aus den Zahlenangaben, die sich bei Berlese, Rössig und Weissenberg finden, geht ein großer Unterschied zwischen den beiden Zellarten hervor.

Bei *Dytiscus* haben die imaginalen Oenocyten im Durchsnitt eine Größe von 18 μ. Das Verhältnis zu den larvalen Oenocyten würde sich etwa wie 1 : 3 stellen.

Berlese und Weissenberg haben für die imaginalen Oenocyten ein starkes Größenwachstum festgestellt. So wachsen sie nach Berlese bei *Hylotoma rosae* während des Larvenlebens von 11—13 μ bis auf 60—65 μ und nach Weissenberg bei *Torymus* von 20 μ auf 54 μ. Bei *Dytiscus* konnte ein Größenwachstum nicht beobachtet werden. Hier behalten die imaginalen Oenocyten ihre anfängliche Größe bei.

Vermehrung der Oenocyten.

Über die Vermehrung der Oenocyten finden sich in der Literatur verschiedene Angaben. Carnoy und Stendell haben eine Vermehrung der Zellen durch direkte Teilung gesehen. Berlese, Vaney und Rössig schließen aus der größeren Zahl, die sie bei der Puppe fanden, indirekt auf eine Vermehrung. Dagegen kommt nach Verson bei *Bombyx mori* und nach Pérez bei *Formica rufa* keine postembryonale Vermehrung vor. Ebenso sagt Wheeler, daß sie nach ihrer Differenzierung vom primären Ektoderm sich nicht teilen.

Auch bei *Dytiscus* konnte keine Vermehrung der larvalen Oenocyten festgestellt werden.

Die Angaben darüber, ob die larvalen Oenocyten während der Metamorphose zugrunde gehen oder diese überdauern, sind nicht übereinstimmend. Nach Karawaiew verschwinden die Oenocyten bei *Lasius flavus*, nach Stendell bei *Ephestia* durch typische Chromatolyse während der Metamorphose. Auch nach Koschevnikov erleiden sie einen Zerfall, zum Teil kann er sie jedoch noch im Anfang des Imagostadiums auffinden. Bei *Melophagus ovinus* stellt Berlese fest, daß die Oenocyten bei Beginn der Puppenruhe aufgelöst werden. Dagegen glaubt er, daß bei *Monodontomerus* die Larvaloenocyten während der Metamorphose nicht völlig zugrunde gehen. Sie erleiden jedoch eine eigentümliche Rückbildung, bei der sie den größten Teil ihres Cytoplasmas

einbüßen. In der Imago werden sie dann wieder ansehnlicher. In ähnlicher Weise findet WEISSENBERG bei *Torymus*, daß ein beschränkter Teil der Larvaloenocyten bis zur Imago erhalten bleibt. Allerdings sollen sie sich hier in einem degenerativen Zustand befinden. Demgegenüber führt VERSON als besonderes Merkmal für die larvalen Oenocyten (seine hypostigmatischen Drüsenzellen) an, daß sie sich auch noch in der Imago finden. Ebenso stellt VANEY bei Dipteren fest, daß sie keine Histolyse während des Puppenstadiums erleiden.

Bei *Dytiscus* liegen die Verhältnisse ähnlich, wie sie BERLESE bei *Monodontomerus* findet. Auch hier erleiden die Zellen eine bedeutende Rückbildung, erholen sich jedoch in der ersten Zeit des Imagostadiums wieder vollständig.

Funktion der Oenocyten.

Über die Funktion der Oenocyten bestehen zwei verschiedene Ansichten. KOSCHEVNIKOV, BERLESE, HOLMGREN, PEKARSKI und PANTEL schreiben ihnen eine exkretorische Funktion zu. KOSCHEVNIKOV stellte bei jungen Arbeitsbienen und Königinnen fest, daß die Oenocyten keinerlei Einschlüsse besaßen. Nach einigen Monaten beginnen jedoch in diesen Zellen gelbe Körnchen zu erscheinen. Am stärksten fand er diese Einschlüsse bei alten Königinnen. Er hält sie für Ausscheidungsprodukte, »die als Resultat der Lebenstätigkeit der Gewebe erscheinen«. Er hebt hervor, daß die Zellen von diesen Excretionsprodukten nicht periodisch befreit werden, sondern sich beständig weiter damit anfüllen, bis sie überfüllt und zu weiterer Tätigkeit ungeeignet werden. Zusammenfassend sagt er: »Jedenfalls haben wir hier in Form der Oenocyten Excretionsorgane ohne Ausfuhrgänge und solche Zellen, die als Niederlagen für Ausscheidungsprodukte dienen« Aus der Beobachtung, daß bei *Melophagus ovinus* die Oenocyten zu der Zeit der Puppenreife frei werden und sich im Fettkörper verteilen, wo die Tätigkeit der MALPIGHIschen Gefäße aufhört, und wieder verschwinden, wenn sich die letzteren wieder entwickelt haben, folgert BERLESE, daß es sich um Excretzellen handelt. Nach HOLMGREN und PANTEL sollen die Oenocyten die Excretprodukte aus der Blutflüssigkeit nehmen. HOLMGREN vermutet es deshalb, weil er die Oenocyten bei *Dasytes flaviceps* in enger Beziehung zu den sekundären Excretionsorganen fand. PANTEL sah bei *Thrixion Halidayanum*, daß die Oenocyten ebenso begierig Methylenblau absorbieren wie die MALPIGHIschen Gefäße. Dagegen zeigte es sich, daß die Peritrachealzellen PEKARSKIS weder bei Fütterung noch bei Injektion färbende Substanzen aufnahmen.

Ebensowenig wurde nach Koschevnikov von den Oenocyten der Honigbienen durch Fütterung beigebrachtes Eisenchlorid aufgenommen.

Eine secretorische Funktion schreiben besonders Verson, Weissenberg und Stendell den Oenocyten zu. Stendell faßt zwei Möglichkeiten ins Auge. Entweder könnten die Drüsenzellen wichtig sein für die Tracheen, oder die Drüsenzellen haben die Tracheen nötig und zwar derart, daß die reichliche Sauerstoffversorgung ihre Funktionsfähigkeit begünstigt. Zu der ersten Möglichkeit führt er an, daß, da nach Verson die Sekretion in genauer Übereinstimmung mit den Häutungen rhythmisch verläuft und da ferner nach P. Schulze die Secretionsergüsse vorwiegend in der Richtung nach den Tracheen zu verlaufen, der Gedanke nahe liegt, das Secret unterstütze die Häutung der Tracheen, die Zellen also Tracheenhäutungszellen vorstellten. Gegen diese Auffassung führt er selbst an, »daß bei *Ephestia* die Sekretionen nicht in derartigen Rhythmen verlaufen, wie auch Verson sie bei älteren Tieren nicht mehr so gleichmäßig beobachten konnte. Ferner ist auch bei *Ephestia* ein Secreterguß in der Richtung auf die Tracheen zu nicht als besonders bemerkenswert zu sehen«. Stendell selbst hält die zweite Auffassung für wahrscheinlicher, daß eben die Oenocyten für ihre Funktion eine reichliche Sauerstoffzufuhr notwendig haben. Die große Inanspruchnahme der Zellen bei den Häutungen und der Metamorphose bringt er in Zusammenhang mit der jeweiligen Intensitätserhöhung der allgemeinen Lebensvorgänge während der Umbildungen der Organe. Dabei denkt er besonders an eine Wirksamkeit des Secrets bei dem Blutstoffwechsel. Anglas ist der Meinung, daß das Secret zur Auflösung der Zellen selbst diene.

Die Befunde bei *Dytiscus* deuten sehr darauf hin, daß man die Oenocyten als secernierende Drüsenzellen, die ein Secret ins Blut absondern, anzusehen hat. Wir hätten also hier Zellen mit »innerer Secretion« vor uns. Es handelt sich scheinbar nicht um ein fettartiges Secret, wenigstens zeigen sich keine Schwärzungen mit Osmiumsäure. Das Secret wird durch die Behandlung der Präparate mit der Fixierungsflüssigkeit und Alkohol ausgelaugt, an seiner Stelle bleiben Vacuolen. Über die Wirkungsweise des Secrets läßt sich vorläufig noch nichts sagen.

Zusammenfassung.

Das Corpus adiposum von *Dytiscus marginalis* zeigt sowohl bei der Larve als auch bei der Imago eine regelmäßige Verteilung, eine Anordnung in durch Lage und Form bestimmte Polster und Stränge.

Es lassen sich zwei voneinander getrennte Partien unterscheiden, eine äußere und eine innere.

Das Corpus adiposum speichert Fett und eiweißartige Granula, außerdem kommen im äußeren Teile auch Harnkonkremente vor. Sie finden sich nie im inneren Fettkörper.

Bei der Larve entwickelt sich das äußere Corpus adiposum anfangs schneller als das innere.

Das Corpus adiposum kann nicht als Syncytium betrachtet werden; die einzelnen Loben sind von einer bindegewebigen Hülle umgeben. Die Befestigung an den Organen geschieht durch bindegewebige Stränge.

Das Corpus adiposum ist reich mit Tracheen versorgt. Die Endcapillaren dringen nicht in die Fettzellen selbst ein.

Während der Eireife ist das Corpus adiposum des Weibchens durchschnittlich bedeutend reicher entwickelt als beim Männchen.

Bei der verpuppungsreifen Larve wird das Fett fast ganz durch Granula ersetzt.

Während der Puppenruhe wird das Corpus adiposum nur in geringem Maße aufgelöst.

Die Harnkonkretionen sind im Plasma der Fettzellen verteilt, es finden sich weder besondere Harnzellen, noch gesonderte Vacuolen.

Die Fettzellen vermehren sich unter direkter und indirekter Kernteilung.

Bei *Dytiscus* kommen sowohl larvale wie imaginale Oenocyten vor.

Die larvalen Oenocyten sind in einem schmalen Band angeordnet, das sich auf beiden Seiten des Körpers bilateralsymmetrisch vom 1.—7. Abdominalsegment hinzieht, indem es in jedem Segment einen Seitenzweig nach dem Stigma hin entsendet.

Die larvalen Oenocyten gehen nicht während der Puppenruhe zugrunde, sondern dauern in der Imago fort.

Im Verlauf des Larvenlebens erfahren sie ein bedeutendes Größenwachstum.

Das Plasma der Zellen ist von feinen Secretcapillaren durchzogen, welche vom Kern aus strahlenförmig nach der Peripherie der Zellen verlaufen. Es sind Zellen mit »innerer Secretion«.

Die imaginalen Oenocyten treten bei Beginn der Puppenruhe auf.

Sie liegen in segmentaler Anordnung im 2.—7. Abdominalsegment in der Nähe der Stigmen.

Die imaginalen Oenocyten sind bedeutend kleiner als die larvalen Oenocyten.

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Korschelt, auf dessen Anregung ich die Untersuchung vornahm, für das stete gütige Interesse, das er mir bei ihrer Ausführung entgegenbrachte, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. Tönniges und Prof. Dr. Harms zu Dank verpflichtet.

Marburg i. H., Juni 1919.

Literaturverzeichnis.

R. Altmann Studien über die Zelle. 1. Heft 1886.

—, Genese der Zelle. Festschrift für Ludwig 1887.

—, Die Struktur des Zellkerns. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1889.

—, Über die Fettumsetzungen im Organismus. Arch. f. Anat. u. Phys. Suppl.-Bd. Anat. Abt. 1889.

—, Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen. Leipzig 1890.

—, Über Kernstruktur und Netzstrukturen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1892.

—, Die Granulalehre und ihre Kritik. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1893.

J. Anglas, Note préliminaire sur les métamorphoses internes de la guèpe et de l'abeille. C. R. de la Soc. Biol. 1900.

—, Sur la signification des termes »Phagocytose« et »Lyocytose«. C. R. de la Soc. Biol. T. LII 1900.

—, Observations sur les métamorphoses internes de la guèpe et de l'abeille. Rev. sc. France. Belg. T. XXXIV. 1901.

—, Nouvelles observations sur les métamorphoses internes. Arch. d'Anat. micr. T. V. 1902.

Auerbach, Organologische Studien. 2. Heft. Breslau 1874.

A. Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.

A. Berlese, Osservazioni su fenomini che avengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. Riv. Patolog. veget. Vol. VIII., IX., X. 1899—1902.

—, Considerazioni sulla fagocitosi degli Insetti metabolici. Zool. Anz. Bd. XXIII. 1900.

—, Vorgänge, welche während der Nymphosis des metabolischen Insekten vorkommen. Zool. Anz. Bd. XXIV. 1901.

—, Gli Insetti. Volume primo, Milano 1909.

H. Blunck, Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. 1912.

—, Die Metamorphose des Gelbrandes. Zool. Anz. XLVII. Bd. 1916.

—, Die Entwicklung des Dytiscus marginalis vom Ei bis zur Imago. Zeitschr. f. wiss. Zool. CXVII. Bd. 1917.

Bogdanoff, Über das Vorkommen und die Bedeutung der eosinophilen Granulation. Biolog. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.

M. C. de Bruyne, Sur l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés. Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers; publiés par l'Acad. royale de Belgique, 1897.

I. B. Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule. T. I, 1885.

Cuénot, Etudes physiologiques sur les Orthopères. Arch. Biol. T. XIV. 1895.

P. Deegener, Zirkulationsorgane und Leibeshöhle. Handb. d. Entomologie III, Jena 1913.

Fabre, Etude sur le rôle du tissu adipeux dans la secrétion urinaire chez les Insectes. Ann. d. sciences natur. 4. sér. Bd. XIX. 1863.

M. Ganin, Matériaux pour servir à l'histoire du développement postembryonaire des Insectes. Warschau 1875.

V. Graber, Über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.

—, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschr. Akad. Wiss. Bd. LVII. Wien 1890.

—, Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.

Haberlandt, Oenocyten der Seidenraupe. 1872.

F. Henneguy, Note sur l'existence de calcospherites dans le corps grasseux de larves de Diptères. Arch. d'Anat. micr. T. I. 1897.

—, Le corps adipeux des Muscides pendant l'histolyse. C. R. Ac. Sc. Paris. T. CXXXI. 1900.

—, Les Insectes. Paris 1904.

N. Holmgren, Morphologische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVIII. 1907.

Ch. Janet, Histogenèse du tissu adipeux remplacant les muscles vibrateurs histolysés après le vol nuptial chez les reines des Fourmis. C. R. Ac. Sc. Paris T. CXLIV. 1907.

—, Sur l'origine du tissu adipeux imaginal pendant la nymphose chez les Muscides. Bull. Soc. Ent. France. 1907.

Karawaiew, Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavius. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIV. 1898.

Kölliker, Zur Entwicklung des Fettgewebes. Anat. Anz. Bd. I, 1886.

M. Kollmann, Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoide des Invertébrés. Ann. des sc. natur. T. VIII. 1908.

—, Note sur les réserves albuminoides des Insectes et des Annelides. Bull. Soc. Zool. France. T. XXXIV. 1909.

G. A. Koschevnikov, Über den Fettkörper und die Önocyten der Honigbiene. Zool. Anz. Bd. XXIII. 1900.

A. Kowalewsky, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.

—, Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralbl. Bd. IX. 1889.

Kunckel d'Herculais, Recherches sur l'organisation et développement des Volucelles. Paris 1875.

L. Landois, Über die Funktion des Fettkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV. 1865.

F. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Reichert und Du Bois Reymonds Arch. f. Anat. 1855.

—, Anatomisches über Corethra plumicornis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.

F. Leydig, Lehrbuch der vergleichenden Histologie 1857.

—, Einige Worte über den Fettkörper der Arthropoden. Reichert u. Du Bois Reymonds Arch. f. Anat. 1863.

—, Vom Bau des tierischen Körpers. Bd. I. 1. Hälfte. Tübingen 1864.

B. Lowne, Anatomy and physiology of the Blow-Fly. (Musca vomitoria.) London, Voorst 1869.

Marshal, L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. Mém. de la Soc. Zool. de France. T. III. 1889.

R. Metzner, Über die Beziehung der Granula zum Fettansatz. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1890.

—, Altmannsche Granulamethoden. Encykl. d. mikr. Technik. 2. Abhdl. 1910.

H. Milne-Edwards, Observations sur la sécretion urinaire chez les Insectes. 1833.

K. Okajima, Fettfärbung durch Capsicumrot. Zs. Wiss. Mikroscop. 29. 1912

J. A. Palmén, Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig, 1877.

J. Pantel, Le Thrixion halidayanum Roud. La Cellule T. XV. 1898.

J. Pekarski, Sur les cellules péritrachéales des Insectes. Société des Naturalistes. Odessa, Vol. XIV. 1889.

Ch. Pérez, Sur la métamorphose des Insectes Bull. Soc. Entom. France. 1899.

—, Sphères de granules et tissus imaginaux chez les Muscides. Bull. Soc. Entom. France. 1901.

—, Sur les oenocytes de la Fourmi rousse. Bull. Soc. Entom. France. 1901.

—, Contributions à l'étude des métamorphoses. Bull. Sc. France Belg. T.XXXVII. 1902.

—, Sur les sphères granules dans la métamorphose des Muscides. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LVI. 1904.

—, Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (Calliphora erythrocephala). Arch. Zool. Exper. (5). T. IV. 1910.

—, Histolyse phagocytaire des cellules grasses à la fin de la nymphose. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LXXII. 1910.

—, Observations sur l'histolyse et histogénèse dans la métamorphose des Vespides. Mém. Acad. Roy. de Belgique, Bruxelles 1912.

J. Philiptschenko, Anatomische Studien über Collembolem. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXV. Bd. 1907.

—, Über den Fettkörper der schwarzen Küchenschabe. (Stolopya orientalis). Rev. Russe d'Entom. St. Pétersbourg. T. VII. 1907.

—, Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. 1) Über die die exkretorischen und phagocytären Organe von Ctenolepisma lineata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVIIII. 1907.

Pospjeloff, Die eosinophilen Granulationen und die Kristalloide in dem Fettkörper der Insekten (russisch) Nachr. Landw. Inst. Moskau T. IV. 1898. Auszug im Zool. Centralbl. Bd. VI. 1899.

E. Poyarkoff, Recherches histologiques sur la métamorphose d'un coléoptère. Arch. d'Anat. micr. T. XII. 1910.

—, Rôle phagocytaire du corps gras chez la Galéruque de l'Orme pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol. Paris T. LXVI. 1914.

Van Rees, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamophose von Musca vomitoria. Zool. Jahrb. Bd. III. 1888.

H. Rössig, Von welchen Organen geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Zool. Jahrb. Bd. XX. 1904.

H. Rungius, Der Darmkanal von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.

K. Samson, Über das Verhalten der Vasa Malpighii und die exkretorische Funktion der Fettzellen während der Metamorphose von Heterogenea limacodes. Zool. Jahrb. Abt. Morph. Bd. XXVI. 1908.

Saint-Hilaire, Untersuchungen über den Stoffwechsel in der Zelle und in den Geweben. 3. Teil (russ. m. deutsch. Ref.) Arb. d. Naturw. Ges. Univ. Jurgev. T. XV.

C. Schäffer, Über Blutbildungsherde bei Insektenlarven. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontogenie. Bd. III. 1889.

K. C. Schneider, Lehrbuch der Histologie. Jena 1902.

S. Schultze, Über Versondrüsen bei Lepidopteren. Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.

M. S. Sirodot, Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. Ann. Sc. nat. T. X. Zool. 1858.

—, Recherches sur la sécrétion chez les Insectes. Ann. Sc. nat. (4) T. X. 1859.

A. Sommer, Über Macrotoma plumbea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1885.

J. Starke, Über die Fettgranula der Leber von Rana esculenta. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abt. 1891.

W. Stendell, Über Drüsenzellen bei Lepidopteren. Zool. Anz. Bd. XXXVIII. 1911.

—, Beiträge zur Kenntnis der Önocyten von Ephestia kuehniella-Zeller. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. 1912.

Supino, Osservazioni supra fenominiche avvengono durante lo sviluppo postembrionale della Calliphora erythrocephala. Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 32. 1900.

A. Targioni-Tozzetti, Sul organo che la lume nelle luciole volanti d'Italia. Bull. Soc. Entom. Ital. T. II. 1870.

—, Note anatomiche intorno agli Insetti. Sulla disposizioni e sulla struttura del tessuto adiposo in alaene larve. Bull. Soc. Ent. Ital. T. III. Firenze. 1871.

L. Terre, Sur l'histolyse du corps adipeux chez l'Abeille. C. R. Soc. Biol. Paris T. LII. 1900.

J. Thulin, Studien über den Zusammenhang granulärer interstitieller Zellen mit den Muskelfasern. An. Anz. Bd. XXXIII. 1908.

A. Tichomirow, Entwicklung des Seidenspinners im Ei. Nachr. Ges. Naturw. Anthrop. u. Ethnogr. Moskau. T. XXXII. 1882.

T. Tullberg, Sveriges Podurides Kongl, Sv. Vetensk. Ak. Hdl. T. X. 1872.

C. Vaney, Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Annal. Univ. Lyon (Nouv. Sér.) Sc. Méd. Fascic. T. IX. 1902.

E. Verson e E. Bisson, Cellule glandulari ipostigmatiche nel Bombyx mori. Bull. Soc. Entom. Ital. T. XXIII. Firenze 1891.

E. Verson, Postlarvale Neubildung von Zelldrüsen beim Seidenspinner. Zool. Anz. Bd. XV. 1892.

—, Altre Cellule glandulari di Origine postlarvale. (Cellule glandulari epigastriche.) Padova. Publ. R. Stas. Bacolog. T. VII. 1892.

—, Beitrag zur Önocytenliteratur. Zool. Anz. Bd. XXIII. 1900.

E. Verson, Zur Kenntnis der Drüsenzellen (sogen. innerer Sekretion), welche in den Blutlacunen der Insekten vorkommen. Zool. Anz. Bd. XXXVIII. 1911.

Viallanes, Histologie et développement des Insectes. Ann. d. Sc. nat. 6. série Zool. 1882.

R. Weissenberg, Önocyten von Torymus nigricornis. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XXIII. 1907.

A. Weismann, Die Entwicklung der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII u. XIV. 1864.

—, Über die Metamorphose von Corethra plumicornis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI.

—, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. 1864.

W. M. Wheeler, The embryologie of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Boston. Journ. Morph. T. X. 1889.

—, Concerning the blood tissue of the Insecta. Psyche. T. VI. 1892.

H. v. Wielowiejski, Über den Fettkörper von Corethra plumicornis und seine Entwicklung. Zool. Anz. Bd. 6. 1883.

—, Über das Blutgewebe der Insekten. Eine vorläufige Mitteilung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. 1886.

V. Willem, Recherches sur les Collemboles et les Thysanures. Mém. Ac. Roy. Belge. T. LVIII. 1900.

Erklärung der Abkürzungen

aft, äußerer Fettkörper;
bstr, bindegewebige Stränge;
Ch, Chitin;
cht, Chitin;
Da, Darm;
dpr, musculi depressores prothoracis;
Ep, Epidermis;
etr, musculi extensores trochanteris;
flh, Fettpolster für die musculi levatores capitis.;
ft, Fettkörper;
ftetr, Fettkörper der Extensoren (Erklärung der Fig. 4);
ftlo, Lager für die Ovarien;
fto, Fettpolster der Ovarien;
ftp, Polster am Grunde der musculi extensores trochanteris;
ftptr, Polster des Prothorax;
fts, Fettkörper des Seitenrandes;
ftv, Fettkörper der Bauchseite;
gh, Gehirn;
Gr, Granula;
H, Herz;
ift, innerer Fettkörper;
iOe, imaginale Oenocyten;
K, Kern;
Kva, Kernvacuole;
Mg, Malpighische Gefäße;
Mu, Muskel;
nl, Nucleolus;
O, Ovarien;
Oe, Oenocyten;
Oea, Abzweigung des Oenocytenbandes;
Oes, Oesophagus;
rt, musculi rotatores capitis;
rtrp, musculi rotatores prothoracis;
sk, Sekretcapillare;
st, Stigma;
str, Segmenttrachee;
tr, Trachee;
trl, Tracheenlängsstamm;
va, Vacuole;
zg, Zellgrenze.

Der Kolumellarmuskel von Helix pom. und seine Beziehung zur Schale.

Von

Elfriede Röchling (Barmen).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 36 Figuren im Text.

Inhalt.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit, welche den Kolumellarmuskel und seine Insertion an der Spindel behandelt, schließt sich den im Marburger zoologischen Institut entstandenen und teilweise schon veröffentlichten Arbeiten über die Organisation der Weinbergschnecke an. Die Anregung zu diesen Ausführungen gaben mir zwei Arbeiten von ähnlicher Richtung über *Anodonta cell.* Schröt. Rassbach bespricht in dem Kapitel: die helle Schicht S. 408—414 die Ausbildung einer besonderen Haftmembran an der Ansatzstelle der Adduktoren; ebenso erhellt aus

BRÜCKS Ausführungen über die Insertion der Adduktoren S. 545 u. 559, daß zur größeren Festigkeit an der Anheftungsstelle außer dem Haftepithel noch ein Hypostrakum ausgebildet ist. Diese neuen Befunde bei *Anodonta* und *Unio* prüfte ich an einer dritten Süßwassermuschel, nämlich *Cyclas cor.* nach und fand bei ihr dieselben Verhältnisse, d. h. an der Muskelansatzstelle war eine dünne Membran dem Haftepithel aufgelagert. Da also bei den Lamellibranchiaten eine innige Verbindung zwischen den Hart- und Weichteilen des Körpers bestand, so ließ mich diese Tatsache vermuten, daß ähnliches auch bei den Gastropoden ausgebildet sein möchte.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. DR. E. KORSCHELT, auf dessen Anregung hin die vorliegende Arbeit entstand, möchte ich zuvor für das allzeit gütige Interesse und die jederzeit bereite Unterstützung meinen aufrichtigsten Dank aussprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. HARMS für seine gütigen Ratschläge zu Dank verpflichtet.

Literatur.

Schalenstruktur, -bildung und -wachstum sind von jeher für den Autoren von Interesse gewesen. Man braucht nur die Arbeiten von NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, EHRENBAUM, BIEDERMANN, CARPENTER, BOWERBANK und von anderen zu nennen, um zu ermessen, einer wie genauen Untersuchung und Erörterung sie diese Fragen unterzogen haben. Auf die Besprechung des Baues und der Entwicklung von Muschel- und Schneckenschalen, sowie der Sekretionstheorie wird bei der Sekretion noch zurückzukommen sein. Außer diesen Fragen trat in neuerer Zeit eine nicht weniger interessante in den Vordergrund, nämlich die nach der Art des Muskelansatzes an die Hartteile des Skeletts (Chitin bei den Arthropoden; Kalkschale bei den Mollusken). Des öfteren ist sie bei den Arthropoden schon von HOLMGREN 1902, SNETHLAGE 1905, HENNEGUY 1906, STAMM 1910, TÖRNE 1911 und anderen erörtert worden. Bei den Mollusken waren bis jetzt nur die Lamellibranchiaten *Anodonta cell.* und *Unio* einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden, so daß es von Interesse schien, trotz der Schwierigkeiten, die das Objekt bot, auch die Verhältnisse bei den Gastropoden und zwar bei *Helix pom. L.* genauer zu untersuchen. Bei dieser konzentriert sich die Verbindung von Weichkörper und Schale auf den Columellarmuskel, der bei den Autoren meist nur in bezug auf seine Tätigkeit Erwähnung fand.«

MAURER berichtet im Handwörterbuch der Naturwissenschaften: »Die Gastropoden besitzen nach der neuesten Auffassung keinen Hautmuskelschlauch. Ein mächtiger, sogenannter Spindelmuskel entspringt von der Schalenspindel und strahlt in den Fuß aus, wo seine Fasern, teils schräg, teils tangential verlaufend pinselartig in die Oberhaut verlaufen.«

Nach DÖRING 1872 »findet eine Verwachsung der Schale mit den Weichteilen des Tieres statt und in dem hintern Teil der Schale, wo diese an ihrer

Spindelsäulenfläche mit dem Hautmuskelschlauch des Tieres, dem Spindelmuskel, verbunden ist«; und

PERRIER schreibt 1897 S. 1929: »Le muscle columellaire des Gastropodes est presque rectiligne et s'insère linéairement sur la columelle chez les formes enroulées en hélice: quand la coquille est très aplatie et qu'il n'y a pas à proprement parler de columelle, son insertion se fait largement sur la coquille; dès les coquilles coniques, cette insertion trace sur la face interne de celles-ci une plage en forme de fer à cheval, ouvert en avant«.

The Cambridge Natural History tut 1895 Erwähnung der Muskelkraft der Schnecken; sonst beziehen sich die kürzeren Bermerkungen der Autoren meist auf die Morphologie des Spindelmuskels sowohl bei den Raublungenschnecken (*Oncidiella* von JOYEUX-LAFFUIE, wie bei den Nacktschnecken (*Ariolimax*) als auch bei den Gehäuseschnecken (*Eucalodium* von STREBEL und PFEFFER, *Amphidromus* (Helicide) von COLLINGE und JAKOBI [SIMROTH].

RAY LANCESTER bemerkt 1906: »»The Gastropodes are attached to their shells by the columellar muscle and withdraw themselves into their shells by its contraction. This muscle is symmetrical and horseshoe-shaped in species with conical shells, but in other species, it is asymmetrical. In Haliotis it is oval and its insertion on the columellar is nearly linear in coiled forms. The power of this muscle is often considerable: in Patella vulgata it can resist a traction of fifteen kilograms. The columellar muscle is naturally absent in forms without shells«.

SIMROTH zitiert in Bronns Klassen und Ordnung nach einer Angabe von LANG, daß da, wo ein Operkulum und mithin ein Metapodium vorhanden ist, der Kolumellarmuskel von der Spindel zum Deckel verläuft, »denn der Deckel wird zugleich in die Schale zurückgezogen (Der Deckel gilt hier für ein ursprüngliches zweites Schalenstück)«.

Die einzige größere Arbeit, die morphologisch und besonders histologisch den Kolumellarmuskel behandelt, ist diejenige von PARAVICINI 1898: Nota istologica sull' inserzione del Muscolo columellare nell *Helix pom.*, die ich nach Ablauf eines guten Teiles meiner Beobachtungen bei der Literaturdurchsicht fand, und welche mir nach einigen Schwierigkeiten zugängig wurde. Doch finden sich darin keine Abbildungen, so daß sie zum genaueren Verständnis einer Vervollständigung und Ergänzung bedarf. Ich werde auf sie noch wiederholt zurückzukommen haben.

TRAPPMANN gibt 1916 in seiner Arbeit: Die Muskulatur von *Helix pom.* in einem kleinen Abschnitt die genauere Nomenklatur der Muskelzüge des Komplexes, so daß ich mich ihm anschließen möchte.

Technisches.

Zu den makroskopischen Untersuchungen benutzte man anfänglich nur ausgewachsene Tiere. Diese wurden in abgekochtem Wasser, dem oft Hydroxylamin (HOFER: Zeitschr. für wiss. Mikroskopie, Bd. 7) zur besseren Streckung des Weichkörpers hinzugesetzt wurde, erstickt und aufgeschnitten, um die Insertionsstelle des Kolumellarmuskels freizulegen; für die feineren histologischen Untersuchungen wurde der Kolumellaris lebend herauspräpariert. Da meist die Muskulatur der vorderen Körperregion für die hier anzustellenden Untersuchungen wenig von Belang war, so wurde späterhin die Schnecke in gekürztem

Verfahren zwischen Eingeweidesack und Fuß durchschnitten. Ein schnelles Aufpräparieren bei jungen Tieren entfernte jedesmal den gesamten Muskelkomplex von der Spindel, denn dieser gleitet sehr leicht von der glatten Rundung ab. An der lebenden Schnecke kann man durch Präparation die Muskelzüge des Kolumellaris gut erkennen, und ihre Morphologie ist daher leicht festzustellen. Um den Verlauf der Muskelzüge zu beobachten, wurden sowohl der ganze Kolumellaris, wie auch die einzelnen Muskelbänder in 4%ige Formollösung gelegt, so daß die einzelnen Muskelfasern deutlich hervortraten. Auch ganze ausgestreckte Tiere wurden zur Anfertigung von Rasiermesserschnitten durch den Weichkörper mit Formol behandelt. Bei Anwendung von Formol löste sich der ganze Muskelkomplex sehr leicht von den Hartteilen, und die einzelnen Muskelfasern ließen sich dann sehr leicht abpräparieren. Sie glänzen nach der Härtung in Formol silbern und können recht genau verfolgt werden. Es ist sogar möglich, durch langsames Hochziehen mit der Pinzette die Muskelfasern bis zu ihrem Insertionspunkte zu verfolgen.

Zur Entkalkung der Spindel, so weit sie nicht schon durch Konservierungsflüssigkeit vonstatten gegangen war, wurde einmal verdünnte Salzsäure, zum andern auch 4%ige Chromsäure benutzt. Doch übt die Anwendung der letzten Flüssigkeit durch die sehr langsam verlaufende Entkalkung eine nachteilige Wirkung auf die Weichteile aus.

Recht große technische Schwierigkeiten bot das Erhalten der Verbindung von Hart- und Weichteilen. Nach Behandlung mit schwacher Salzsäure löste sich jedesmal der ganze Muskelkomplex vom Integumentalskelett. Um das spätere Ablösen des Weichkörpers von der Schale zu verhindern, wurde durch Umwicklung mit einem Haar während der Konservierung ein Zusammenhalten der Teile erzielt. Das Haar mußte jedoch bei der Anfertigung von Schnittserien entfernt werden, weil sonst an den Schnitten leicht Risse auftraten. Da die Behandlung mit Salzsäure nicht nur ein Abgleiten an den Hartteilen, sondern auch eine Zerstörung der dünnen Haftmembran zur Folge hatte, wurde das Objekt, um letzteres zu verhindern, in toto mit Alauncarmin nach Grenacher 4—5 Tage gefärbt. So allein gelang es, die feine Haftmembran an der Muskelansatzstelle zu erhalten und zu histologischen Untersuchungen zu verwerten.

Als Macerationsmittel zur Isolierung der Muskelfibrillen diente Chloralhydrat 2—5% (Ladowsky: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13, 1877), Salpetersäure 20% (Merton 1918) und Chromsäure 1—2%; die beiden ersten hatten besseren Erfolg.

Neben Zenkerscher Lösung wurden Sublimat, Flemmings- und von Gilsons-Gemisch zur Konservierung verwandt; alle meist 24 Stunden.

Die durch die makroskopische Präparation erhaltenen Resultate mußten durch Schnittserien eingehender bestätigt und ergänzt werden. Die Einbettung geschah in Paraffin über Chloroform, da sich nach der Behandlung mit Xylol das Objekt zu spröde erwies. Die Orientierung des Paraffinblocks zu Mikrotomschnitten war meist recht schwierig. — Es wurden zur Unterscheidung von Muskelfasern, Bindegewebe und Epithel Doppelfärbungen angewandt. Als sehr günstiges Färbemittel stellte sich Hämalaun- (Mayer) Eosin heraus, besonders für Epithelzellen. Im ganzen wurden die Schnitte sehr schwach gefärbt. Auch Hämatoxylin (Delafield) und Hämatoxylin-Eosin erwiesen sich als brauchbar. Eine für vorliegende Untersuchung gute, aber nicht ganz einwandfreie Färbung ist die von Mallory angegebene (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie Bd. 18, 1901, S. 175):

Konservierung: ZENKER;

Färbung:

1. I. Lösung: in 2%ige Säurefuchsin;
2. nach kurzem Abspülen in Aqua dest. differenzieren in:
   II. Lösung: 1%ige Phosphormolybdänsäure;
3. kurz abspülen in aqua dest; dann
4. färben in III. Lösung:

Anilinblau	0,5
Orange G	2,0
Oxalsäure	2,0
aqua dest.	100,0

(Lösung gekocht und gekühlt).

5. Auswaschen in aqua dest.;
6. Rasch durch 90%igen Alkohol und Alkohol absol.;
7. Xylol; Balsam.

Auf den Schnitten ist ein deutlicher Kontrast zwischen Muskulatur und Bindegewebe sichtbar.

Kalkeinlagerungen wurden mit der üblichen Silber-Pyrogallolbehandlung nachgewiesen, die elastischen Fasern außer MALLORY mit UNNAS ORCEIN (Monatsh. Prakt. Derm. Bd. 19, 1894, S. 398); doch erzielte letztere keine guten Resultate.

Zur Ermittelung der sekretorischen Tätigkeit wurden Schleimzellen mit Gentianaviolett, Thionin (LAUTHS Violett) und Mucicarmin nachgewiesen; Fett wurde mittels Sudan III. identifiziert.

Ein vorzügliches Färbemittel ist das von HARMS angegebene:

Safranin	1 g
Alk. abs.	100 cm³
conz. Anilinwasser	200 cm³

24 Stunden färben; differenzieren in salzsaurem Alkohol 1 : 1000 (gelöst in 96%igem Alkohol); rasch Alkohol abs., Balsam.

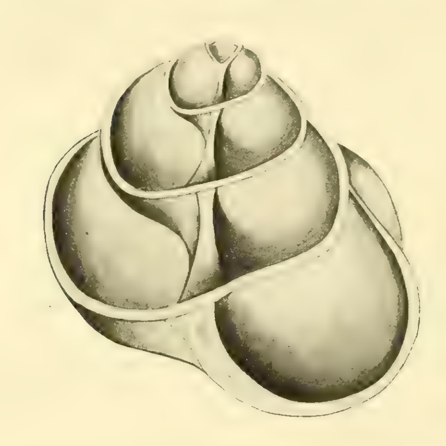
Schleifpräparate, die zeigen sollten, wie fest der Kollumellarmuskel zwischen den Teilen des Eingeweidesackes eingeklemmt ist, wurden hergestellt durch Einschluß einer Schnecke, deren Fußsohle und Kopf entfernt waren, in eine Lösung von Schellack in Alkohol absol., der dann wieder bei niedriger Temperatur (50°) langsam auf dem Wasserbade verdunsten mußte. Der so erhaltene feste Block wurde nach vorhergehender genauer Orientierung mit Feile und Schleifstein bis zur nötigen Dicke verarbeitet.

Die Innervierung des Kolumellarmuskels wurde mittels des extravitalen Methylenblauverfahrens untersucht, wie es von BETHE und DOGIEL angegeben wird. Der Muskel wurde lebend herauspräpariert, in eine Methylenblaulösung gebracht (1 : 1000), wenn möglich in Leibeshöhlenflüssigkeit. Die Färbung der peripheren Nervenendigungen muß ständig mit der Lupe kontrolliert werden; bei genügend intensiver Färbung wird in Ammoniummolybdat (10% Lösung) fixiert; hiernach kann nach der üblichen Methode eingebettet und geschnitten werden; doch lieferten Zupfpräparate bedeutend günstigere Bilder. Die Muskelfasern bleiben fast ungefärbt, während die peripheren Nerven und deren Endbäumchen deutlich blau hervortreten.

I. Morphologie.

1. Die Schale.

Die Kalkschale der Gastropoden, welche dem Weichtier einen Schutz bietet, besteht gewöhnlich aus einem einzigen, spiralig aufgewundenen, häufig mit einem Deckel versehenen Stück und wird von dem dorsalwärts ausgestülpten Eingeweidesack ausgefüllt, der in der Hauptsache von der Leber und den ihr angelagerten Darmteilen gebildet wird. In den meisten Fällen handelt es sich um eine Aufwindung im Sinne einer rechtsläufigen Spirale. Diese spiralige Aufwindung des Bruchsackes, sei es in einer Ebene, sei es in einer Kegelspirale, bewirkt eine asymmetrische Ausbildung des Pallialkomplexes und verleiht dem Körperbau der Schnecke sein eigentümliches Gepräge.



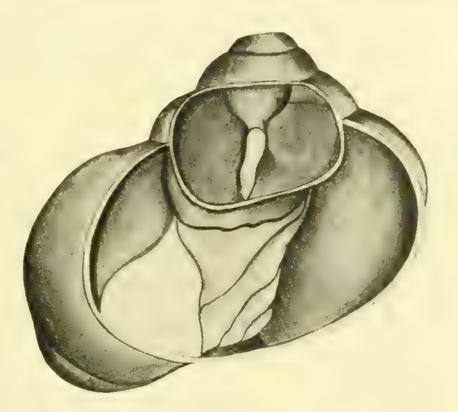
Textfig. 1.

Schliff durch das Gehäuse einer ausgewachsenen *Helix pom.* Natürl. Größe; auf $^4/_5$ verkleinert.

Das Gehäuse einer ausgewachsenen Weinbergschnecke besitzt meistens vier Windungen (Textfig. 1). Bald kann mit wenigen Windungen eine weite bauchige Form erreicht werden (bei Vitrinen, manchen Heliciden), bald kann eine größere Anzahl von Umgängen nur geringe Erweiterung bedingen, z. B. Cylindrellen (Simroth). Nun wird durch das Verhalten der folgenden Umgänge zu den vorhergehenden der ganze Habitus der Schale bedingt. Die Pulmonatenschale folgt der logarithmischen Conchospirale, wie Naumann an Planorbis nachgewiesen hat. Die gegenseitige Berührung der Windungen kann eine verschieden innige sein; man merkt dies äußerlich an der Naht oder Sutura, die dann um so tiefer erscheint, je schwächer die Umgänge sich aneinanderlegen. Es können sich die Windungen dicht aneinanderlegen, und so entsteht die Spindel oder Columella (Fig. 3). Die innigste Verbindung der Windungen führt zur soliden Spindel, die man erst beim Durchschneiden des Gehäuses nachweisen kann. Die hohle Spindel, wie sie bei *Helix pom.* zu finden ist, (Flössner, Fig. 2) beruht auf geringerem Zusammendrängen. Doch ist diese hohle Spindel durch das Einrollen des Peristomrandes nach außen geschlossen. Das genabelte

Gehäuse mit offener Spindel ist einem größeren äußeren Wechsel unterworfen. Die Heliciden schwanken zwischen flachen kugeligen und spitzkegeligen Formen (*Helix paupercula*). Richtungsänderungen, die kontinuierlich bleiben und damit kaum den Eindruck der Regelmäßigkeit verlieren, erhöhen eine Schale immer mehr, bis sie schließlich korkzieherartig oder skalarid wird; so unterscheidet Buchner bei *Helix pom.* die *Forma turrita*, die nur auf Verlängerung beruht, die *Forma suta*, bei der sich die Naht vertieft, und die *Forma scalaris*, bei der die Verlängerung der Schale und die Vertiefung der Sutura weiter fortgeschritten ist (Simroth). Die Mündung der Schalenwindungen erweitert sich nicht kreisrund, sondern an der Sutura wird eine Ecke gebildet.

Die zur Untersuchung kommenden Schnecken waren alle rechts gewunden (Textfig. 1.)



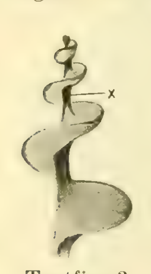
Textfig. 2.
Ansatz des Kolumellarmuskels an die Schale. Natürl. Größe; auf 4/5 verkleinert.

2. Die Muskulatur und ihre Insertion.

Als selbständiger Körpermuskel kommt, wenn man von den Muskelfasern, die überall im Unterhautbindegewebe zerstreut sind, und der Fußmuskulatur, die dem Fuß seine besondere Festigkeit verleiht, absieht, nur der Kolumellarmuskel in Betracht, welcher nach Präparation einer *Helix pom.* als breites, weißlich glänzendes Band von der Ansatzstelle an der Kolumella frei in die Körperhöhle verläuft (Textfig. 2). Dieser Spindelmuskel dient einmal zum Zurückziehen des Tieres in die Schale, zum andern verbindet es auch den Weichkörper fest mit dem Gehäuse. Will man eine betäubte oder getötete Schnecke aus ihrer Schale herausziehen, so leistet außer der Adhäsion des Eingeweidesackes zur Schale die Insertionsstelle an der Spindel einigen Widerstand. Wiederum kann bei andern Exemplaren infolge vorheriger Einwirkungen die Anheftung eine so geringe sein, daß auch beim leisesten Zug schon ohne Zerreißung sich der Eingeweidesack vollständig loslöst. Möglich wäre, daß dies an dem physiologischen Zustand, vielleicht an der Menge der umgebenden Flüssigkeit läge.

An der Spindel (Textfig. 3 *x*) und zwar nach $2^1/_2$ Windungen von der Spitze oder nach $1^1/_2$ Windungen von der Mündung aus (Textfig. 2), nicht wie Paravicini behauptete, an der Innenseite der letzten Windung der Kolumella, setzt sich der Muskelkomplex an. Die Ansatzstelle des Kolumellaris an der Spindel zeigt keinerlei Unebenheiten und Vertiefungen, wie dies zum Beispiel bei *Anodonta cell.* der Fall ist; glatt liegt die Ansatzplatte der Schalenperlmutterschicht auf. Es zieht der Retraktormuskel den Windungen folgend oralwärts und spaltet sich bald nach Verlassen der letzten Kolumellawindung in zwei ungleiche Arme (*Retr. extern.*).

Textfig. 8 gibt einen schematischen Querschnitt durch die Körperregion unmittelbar nach Verlassen der Schale; es strebt der Kolumellaris von der Seite her zur Mediane, um dann an den verschiedenen Organen des vorderen Körperabschnittes zu inserieren. Trappmanns Textfig. 19, 20, 30 geben einmal von dem Kolumellarmuskel, dann aber auch von dem ganzen Muskelsystem von *Helix pom.* ein gutes Bild. Wie aus seinen Figuren ersichtlich ist, bleibt der rechte Retraktorarm der schwächere. Außer dem *retr. internus*, der, wieder bestehend aus *musc. retr. anterior* und *musc. retr. posterior*, im Gewebe der Körperwände und des Fußes verläuft, teilt sich der Retraktorarm wieder in drei Muskelbündel. Es werden hiervon die beiden rechten Tentakel und die rechte vordere Fußhälfte versorgt. Von der dorsalen Schicht der Muskeln spaltet sich zuerst der retr. tent. maioris ab, der als Rückziehmuskel des großen Tentakels gilt. Weiter medianwärts setzt sich dann ein breiteres Muskelband ab, welches oralwärts verläuft und als musc. retr. tent. minoris den kleineren Tentakel versorgt. Die nun noch übrigbleibende Fasermasse des rechten retr. externus zieht oralwärts sich mehrfach spaltend zum Fuß und verliert sich dort in dem dichten Muskelgewebe. Die Anordnung, Richtung und Ausbildung der Muskelzüge ist nach meinen Beobachtungen meist konstant, nur daß die Auffaserung des retr. pedis eine variable sein kann. Die Insertionspunkte der einzelnen Fasern ziehen ebenfalls oralwärts bis kurz vor den Pharynx. — Der linke Arm des musc. retr. ext. verhält sich genau so wie der rechte, nur daß er wesentlich stärker ist, da außer den Retraktoren der beiden Tentakel und der linken vorderen Fußhälfte noch der Pharynxretraktor (retr. phar.) hinzukommt.



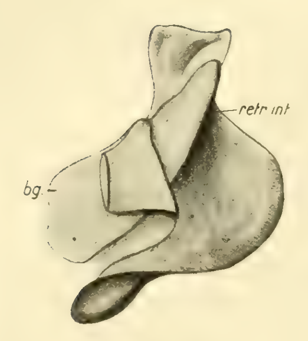
Textfig. 3.
Die Kolumella: *x* Die Ansatzstelle des Muskels. 4 Windungen. Natürl. Größe; auf $^4/_5$ verkl.

Der Retraktor des Pharynx ist mit dem linken Arm als musc. retr.

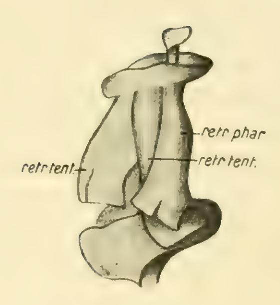
ext. anfänglich fest verwachsen; bei jungen Tieren kann er sich sofort an der Ansatzstelle von dem linken Muskelbündel lösen, oder, wie es meist bei den älteren Individuen der Fall zu sein pflegt, noch ein gutes Stück als einheitlich erscheinendes Muskelbündel verlaufen (Textfig. 7), beide Muskelzüge sind durch Bindegewebe fest verbunden. Es ist die Verwachsung an der linearen Ansatzstelle des retr. int. parallel der Spindel (Textfig. 5) eine innigere, während der andere Rand des Pharynxmuskelbandes direkt ganz frei verläuft. Wenn sich also bei jungen Tieren der Pharyngealmuskel sofort unterhalb der Insertion isoliert, so wird die Verwachsung mit dem Tentakelretraktor mit zunehmendem Alter an der Fläche parallel der Spindel eine immer mehr konstante; der andere Rand bleibt mehr oder weniger frei; diese frühere oder spätere Vereinigung ist mit den verschiedenen Altersstadien eine wechselnde.

Genauere morphologische Beschreibungen der übrigen Muskulatur des Pharynx, der Körperwand und des Fußes gibt Trappmann 1916.

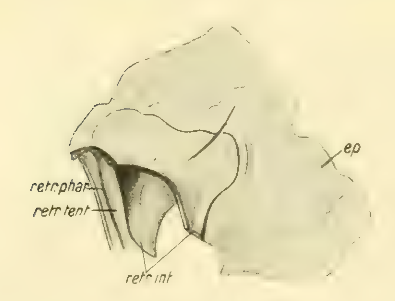
Durch die rechtsseitige Drehung des Eingeweidesackes ist die Muskelinsertion an der Spindel aus der Medianlinie nach rechts verschoben. Makroskopisch ist die Muskelinsertion nicht auf den ersten Blick zu sehen. Es setzt sich der musc. internus parallel zur Spindel an; demnach würden die einzelnen Muskelfasern die Insertionslinie in einem spitzen Winkel treffen und sich dann naturgemäß der Rundung der Spindel anpassen, wie dies Textfig. 4 verdeutlichen möge. Es ist ein feinerer Bindegewebsüberzug, auf den später noch zurückzukommen ist, abpräpariert und zurückgeschlagen, um die einzelnen Muskelfasern deutlicher hervortreten zu lassen. Löst man ein kleines Stück vom musc. internus und färbt es in toto mit Boraxcarmin, so macht sich die Ansatzstelle der Muskelfasern als eine dunkle Kappe geltend (Textfig. 9). In der Figur sieht man bei schwacher Vergrößerung das Bindegewebshäutchen fein übergelagert; es ist ein Teil der Schicht fortgelassen, um die Muskelfaserenden von der dorsalen Seite deutlicher sichtbar zu machen. Der dunkle Streifen gehört der der Spindel anliegenden Ansatzplatte an. — Genau senkrecht zu dem linearen Ansatz des musc. int. verläuft nun derjenige des musc. ext., aber an der inneren Schalenwölbung etwas höher ansetzend, ebenfalls linear. Die rechten und linken Retraktoren sind nun nicht nebeneinander, sondern dachziegelförmig übereinander gelagert, so daß beim Anblick der Insertionsstelle der rechte Muskelzug zu unterst und am weitesten links, der linke retr. ext. allerdings dann zu oberst und dem musc. int. am nächsten zu liegen käme, wie Textfig. 5 das veranschaulicht. Die beiden linearen



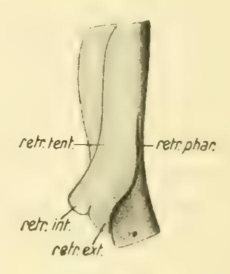
Textfig. 4.
Ansatz der *retr.int.* an die Spindel (Bindegewebshaut zurückgeschlagen). Natürl. Größe; auf 4/5 verkleinert.



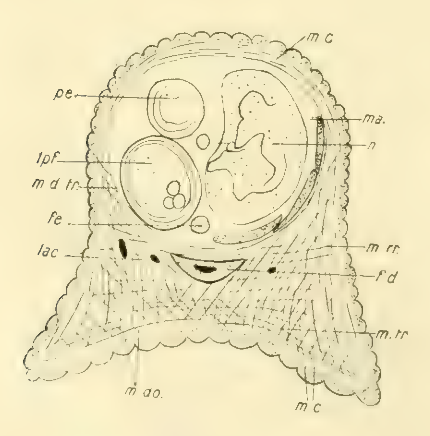
Textfig. 5.
Ansatz des *retr.ext.* an die Spindel, *retr.tent:* Tentakelretraktor, *retr.phar:* Pharynxretraktor. Natürl. Größe; auf 4/5 verkleinert.



Textfig. 6.
Ansatzplatte von der Lumenseite nach Entfernung der Spindel. Natürl. Größe; auf 4/5 verkleinert.



Textfig. 7.
Vereinigung von *retr.tent.* und *retr.phar.* Natürl. Größe; auf 4/5 verkleinert.



Textfig. 8.
Schematischer Querschnitt durch den Weichkörper einer *Helix pom.* kurz vor der Schale. Natürl. Größe; auf 4/5 verkleinert.



Textfig. 9.
Teil des Ansatzkomplexes. Vergr. 1066.

Ansatzlinien stehen nun nicht in rechtem Winkel aufeinander, sondern das Ganze ist den Wölbungen und Rundungen der Kolumella gemäß angepaßt und stellt sich als eine Platte dar, welche die Spindelachse umwindet (Textfig. 6). Die eigentliche Rundung, die sich unmittelbar in das Körperepithel fortsetzt, ist der Insertionskomplex für die beiden Retraktoren (retr. phar. und retr. tent.), während der kleinere rechtwinklige Vorsprung die Ansatzstelle für den retr. int. bildet (retr. int.). In Textfig. 6 ist die Insertionsplatte in die Ebene gebracht, da sie doch sonst konvex gekrümmt ist. Die übereinander geschichteten Muskelzüge des Pharynx und der Tentakeln sind hier noch sichtbar. Die ganze Ansatzplatte hat naturgemäß die weiße Farbe der Muskulatur, doch erscheint sie an der Ansatzfläche wie poliert und glänzend opalartig. — Bei der Präparation der Ansatzstelle findet man dort reichlich Schleimsekret, worauf noch zurückzukommen ist.

Der Mantel, der den Eingeweidesack umgibt, läuft an der Insertionsstelle unter dem musc. intern. durch, und schließt also auch den ganzen Muskelkomplex (nicht retr. int.) in seinen Bereich ein.

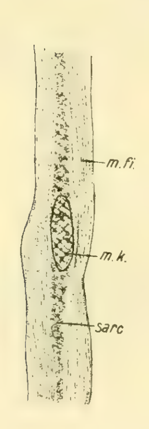
Die den Körper des Kolumellarmuskels zusammensetzenden Muskelfasern sind langgestreckt, von kreisförmigem oder elliptischen Querschnitt und regelmäßig parallel angeordnet; doch nahe der Ansatzstelle an der Spindel ist diese gewöhnliche Längsrichtung gestört durch einige Fasergruppen, die in spitzem Winkel eintreten. Besonders sind die Transversalfasern an der Insertionsstelle reichlich, denn wie schon Burkhardt berichtet, erscheint mit der Basalmembran eng verbunden eine unter dem Epithel gelegene Muskelschicht, die in den verschiedenen Regionen des Eingeweidesackes eine ungleiche Stärke aufweist. Die an der inneren, der Spindel der Schale zugekehrten Seite gelegene Muskelschicht besitzt eine etwa doppelte Stärke als die auf der Außenseite, unmittelbar unter der Schale gelegene Muskulatur (Burkhardt, Textfig. 2). Diese Muskelschicht ist es, welche die Faserrichtung des Kolumellaris durchkreuzen.

Die durch die Maceration isolierten Muskelfasern erweisen sich als glatte, d. h. längsgestreifte. Diese Längsstreifung, verursacht durch die homogenen Fibrillen, die kontraktilen Elemente, welche die Fasern bilden, ist in Glycerinpräparaten ganz deutlich zu sehen (Textfig. 10).

Fol: »la forme prédominante est celle du muscle lisse, composé de fibres unicellaires tantôt courtes et fusiformes tantôt longues, cylindriques et atténuées en pointe à leur deux extrémités. La substance contractile constitue une gaine épaisse et réfringende autour d'un axe sarcodique granuleux, riche en glycogène et dans le milieu duquel se trouve

logé un noyau. La gaine contractile se compose de fibrilles qu'il n'est pas difficile se distinguer après macération et dilaceration. . . Il est rare que la substancc fibrillaire ne soit développée que d'un côté et que la fibre porte la partie sarcodique et le noyau dans une situation laterale«.

Der Kern der Muskelfaser ist länglich, nur selten bisquitförmig (Paravicini) und von den Kernen des umliegenden Bindegewebes sehr gut zu unterscheiden; wohl könnte man häufig dem Perimysiumkern eine bisquitförmige Gestalt zusprechen, denn auch die Muskelfasern



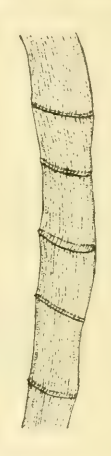
Textfig. 10.

Homogene Muskelfaser. Vergr. 2100.



Textfig. 11.

Spiralige Drehung in der Nähe des Kernes. Vergr. 2100.



Textfig. 12.

Scheinbare Querstreifung durch Konservierung hervorgerufen. Vergr. 2100.

des Kolumellarmuskels sind von einer bindegewebigen Hülle, dem Perimysium (*py*), umgeben, welches kontiuierlich in das übrige Bindegewebe übergeht (Textfig. 14—20, siehe hierzu auch die Abbildungen von Brück, Wetekamp und Krug, Textfig. 25—27). Der Muskelkern findet sich meist median gelagert, und an seiner Stelle zeigt sich der Protoplast leicht gewölbt. Der Sarkoplasmastrang verjüngt sich vom Kern aus rasch nach beiden Seiten und läuft dann fast fadenförmig durch die Faser. Der mediane Plasmazug ist bei jungen Tieren am besten entwickelt und kann im Alter mehr und mehr verschwinden. Jede Muskelfaser besteht aus dünner Markschicht und verhältnismäßig starker Rindenschicht, was nicht auffällig erscheint; denn wäre das Gegenteil der Fall, so wären nach Merton »mit Rücksicht auf die dünne Rinde der Muskelfasern besondere structurelle Differenzierungen derselben (spiralige Anordnung der Fibrillen eventuell mit Spiralstreifung

oder Querstreifung) in irgendeiner Form zu erwarten, wodurch die geringe Quantität kontraktiler Substanz durch solche besonderer Qualität, also höherer Leistungsfähigkeit ausgeglichen wäre«.

Wenn von GEGENBAUR 1853 Querstreifung gefunden wurde:

»Ich fand konstant an dem Zurückzieher des Auges bei verschiedenen Helicinen und bei Limax eine deutliche Querstreifung, wie solche schon von LEYDIG bei *Paludina vivipara* beobachtet wurde. Die Streifungen gehen entweder durch die ganze Faser, oder es erstreckt nur jederzeit miteinander korrespondierende Vertiefungen in die Faser und bringen so entweder das Bild eines im Zickzack gebogenen Bandes oder eine Reihe von Anschwellungen hervor«, so muß ich MERTON zustimmen, daß es bis heute noch nicht möglich war, an den Muskelfasern eine Differenzierung in Spiral- oder Querstreifung festzustellen, trotz der feinsten Färbungen auf Fibrillen. MERTON unternahm in neuester Zeit Untersuchungen der Muskelfasern in bezug auf Querstreifung bei Pulmonaten (Buliminus) und fand in der Tat eine solche im Schlundkopf von *Helix*: »Die Muskelfasern haben ein mehr hyalines Aussehen, ähnlich denen des Kolumellarmuskels, jedoch fehlt ihnen eine sarkoplasmatische Achse«. — Nur einmal wurde ich selbst irregeführt, als eine Muskelfaser eine scheinbare spiralige Streifung aufwies, deren Bild ich in Textfig. 11 wiedergebe; doch ist diese Bildung lediglich auf eine künstliche Drehung der spindelförmigen Faser zurückzuführen; auch erfolgte die Drehung der Fibrillen bloß einmal und zwar in der Nähe des Kerns.

Eine höhere Differenzierung d. h. eine Querstreifung, wie sie von den meisten Autoren in Abrede gestellt wird, kann vorgetäuscht werden einmal durch Zwischenlagerung von interfascikulärem Bindegewebe, worauf noch später zurückzukommen ist, dann aber auch durch die Folgen der Konservierungsmethoden. Die Textfig. 12 zeigt, wie in Abständen parallel scheinbare Querstreifen sichtbar waren; dagegen ließen die äußeren Konturen eine solche Bänderung nur oberflächlich erscheinen. Es zeigten nämlich die Muskelfibrillen an der verdächtigen Stelle immer deutlich eine Winkelbildung; also lag nur eine Faltung der elastischen Scheide vor. Das Sarcolemma wird schon von MARGO bei den Mollusken, von MERTON speziell bei den Gastropoden auch in Abrede gestellt; infolge der Wirkung der Konservierungsflüssigkeit kann sich nur die elastische Scheide an einigen Stellen zusammenrollen. Diese Runzelungen zeigen sich nun nicht immer regelmäßig parallel, auch erstrecken sie sich nicht vollständig quer über die Muskelfaser, sondern eine Einfaltung kann auch nur einseitig und kurz sein, so daß

eine Querstreifung nur zipfelförmig angedeutet wird. Auf Längsschnitten durch die verschiedenen Muskelbündel kann auch noch die Möglichkeit eintreten, daß das interfascikuläre Bindegewebe, welches zwischen den einzelnen Muskelfasern liegt und sie vollkommen umhüllt, so angeschnitten wird, daß auch dadurch jene scheinbare Querstreifung zutage tritt. Hinweisen möchte ich hier auf MARCEAU, der beim Herzen von *Helix pom.* vier verschiedene Stadien einer Querstreifung angibt, die wahrscheinlich nur im kontrahierten Zustande auftreten. In Übereinstimmung mit älteren Autoren fand NOLD deutliche Querstreifung der Muskelfasern des Herzens; die Muskulatur der Gefäße war eine glatte; ferner beschreibt MERTON quergestreifte Fasern im Schlundkopf von *Helix.* Ich bin gezwungen, mit den Autoren die Muskelfasern des Kolumellaris für glatte zu halten.

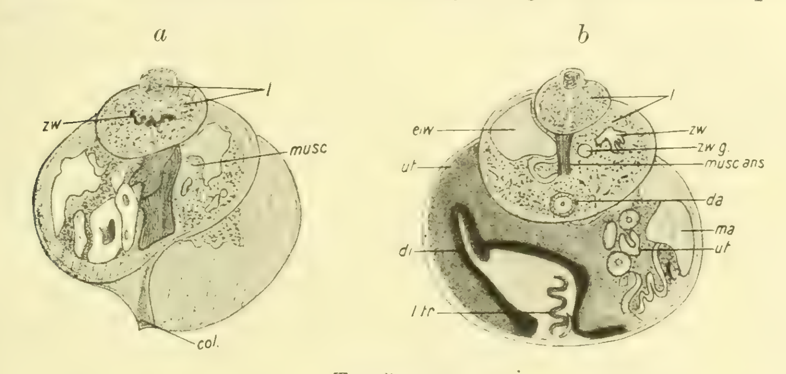
II. Physiologische Betrachtungen.

Eine höhere Differenzierung, d. h. eine Spiralstreifung, wie BRÜCK sie bei *Anodonta cell.* Schröt. fand, ist schon erklärlicher, als einmal zum schnellen Schließen der beiden Schalenklappen ein größerer Energieaufwand nötig ist, zum andern die Lamellibranchiaten allgemein aus Furcht vor Angriff wenigstens zeitweise ihre Schale dauernd krampfartig geschlossen halten; denn die glatte Muskulatur ist im Gegensatz zum quergestreiften Muskel zu dauernden Spannungszuständen befähigt: Tonus (HEIDENHAIN) und weniger der Ermüdung ausgesetzt. Obiges käme doch für die Gastropoden nicht in Betracht. Wird z. B. *Helix* veranlaßt, auf irgendeinen äußern Reiz zu reagieren und sich in das Gehäuse zurückzuziehen, so verkürzt sich der Kolumellarmuskel und zwar folgendermaßen: es werden sich zuerst die Tentakelretraktoren kontrahieren, dann folgt der retr. phar.; gleichzeitig mit diesem sorgen auch die einzelnen Fasergruppen der retr. ped. vom musc. retr. ext. für Einziehung der ganzen vorderen Körperhälfte. Der Winkel, den vordere und hintere Körperhälfte bilden, wird immer spitzer (Scheitel wäre der Anfang des Eingeweidesackes); zuletzt wird stark der musc. retr. internus verkürzt, und so verschwindet der ganze Weichkörper mehr oder weniger in der Schale. Bemerkt sei, daß außer dem Schutz, den die Schale dem Tier bietet, noch die Vorsichtsmaßregel getroffen ist, daß der Kopf ganz im Weichkörper verborgen liegt und die Fußplatte den Verschluß des eingehüllten Tieres abgibt.

Da die mögliche Bewegung der Länge des Muskels proportional ist, d. h. »mit der Länge die Ausgiebigkeit der Bewegung wächst« (PARNAS), kommt dem Kolumellarmuskel auch eine hohe Zugkraft zu, trotz der

geringen Differenzierung. »Die Erhöhung des Energieumsatzes hängt mit der ausgeübten Kraft zusammen«, (PARNAS), ist bei gegebener Arbeit gegenüber dem Ruhezustand unabhängig von seiner Masse und seinem Querschnitt und nur abhängig von der Arbeitsleistung und der Natur des Muskels«.

Die Insertionsstelle des Kolumellaris und die zwei bzw. drei oralwärts strebenden Muskelbänder sind außer dem Bindegewebe so kompakt und fest in dem Eingeweidesack eingelagert, daß ihre Festigkeit und Wirkungskraft verständlich erscheinen. Die Figuren 13a, b, nach einem Schellackschleifpräparat angefertigt, geben gute Bilder von dieser festen Umschließung von den übrigen Organen des Weichkörpers.



Textfig. 13.

Schleifpräparat durch eine *Helix pom.* *a*) Von der Seite der Apertura, *b*) von der entgegengesetzten Seite. *musc. ans.*: Muskelansatz. Natürl. Größe; auf 4/5 verkleinert.

Textfigur 13a zeigt den Verlauf der Muskelbänder (*musc.*) von der Seite der Apertura aus, 13b von der entgegengesetzten Seite. Die Leber ist wohl das Organ, in das der Muskelansatz hauptsächlich eingebettet liegt, wie dies auch aus den Figuren ersichtlich ist. An anderen Organen der letzten Windungen wären noch die Eiweißdrüse, Zwitterdrüse und Uterus zu nennen. — Der Wirkungsgrad des Muskels läßt sich dadurch erklären, daß der Verlauf des Muskels in $1^1/_2$ Windungen, den Hartteilen direkt anliegend, die Leistungsfähigkeit bedeutend erhöht; hat man doch bei der Zerreißung eines Fadens eine viel größere Zugkraft, wenn man die Enden mehrmals um den Finger wickelt, denn »der Energieumsatz des glatten Muskels ist in jedem stationären Zustand unabhängig von der Belastung und wahrscheinlich auch von der Länge« (PARNAS).

Wie weit die Leistungsfähigkeit geht, berichtet COOKE in The Cambridge Natural History: »The muscular strength of snails is

surprisingly great. SANDFORD relates an experiment on a Helix aspersa weighing $^1/_4$ oz. He found it could drag vertically a weight of $2^1/_4$ oz, or ninetimes its own weight. Another snail, weighing $^1/_2$ oz, was able to drag, in a horizontal direction along a smooth table twelve reels of cotton, a pair of scissors, a screw-driwer, a key, and a knife, weighing in all no less than 17 oz; or more than fifty times its own weight«.

Einen andern interessanten Fall berichtet HADFIELD, der eine Schnecke beobachtete: »after a close inspection of the obstacle and its surroundings, it began to creep up the slender twig, which was gradually enveloped and good progress made till a projecting ledge had been reached to surmount which it had to relaxe its hold of a part of a twig, causing the pendant load to oscillate and drag away the greater part of the body, which drawn out to great length swung to and fro like a pendulum«; sie stürzte nicht, sondern »held on tenaciously and ere long began to contract its attenuated body ti l, bit by bit, it had regained its hold of the stem and had succeeded in overcoming all obstacles«.

Hieraus geht auch hervor, wie es bei den Weinbergschnecken gut zu beobachten ist, daß die glatten Muskeln die Fähigkeit haben, ihre Länge in jeder Lage ohne Spannung beizubehalten.

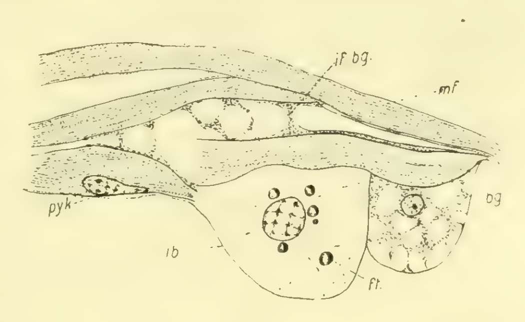
Die Ausbildung in Muskelbänder statt Muskelbündel ist insofern zweckdienlicher, als die Bänder aufeinander geschichtet, die Spindel besser umlagern und den Drehungen folgen können, und selbst bei der Kontraktion keiner so großen Ausdehnung bedürfen. Dann legt sich auch ein Muskelband den Gewebshäuten besser an.

III. Histologie.

1. Das interfaszikuläre Bindegewebe und seine Beziehung zur Muskulatur.

Zur Befestigung der Muskelfasern und Muskelzüge trägt die Um- und Anlagerung des Bindegewebes erheblich bei. Diese Stützsubstanz stellt sich dar als großzelliges Bindegewebe wie es die einzelnen Muskelzüge umgibt, als interfasziculäres Bindegewebe zur Umhüllung der Muskelfasern an Stelle des Sarcolemma. An der Insertionsstelle ist das Bindegewebe stark ausgebildet. LOISEL, LACAZE-DUTHIERS, WEGMANN, SEMPER glaubten wie im Pharynxmuskel, im Stützknorpel, im Radulamuskel das Bindegewebe als große blasige Zellen zu sehen; PARAVICINI fand es als grobes granuliertes Protoplasma. Das zwischen den einzelnen Muskelfasern gelegene Bindegewebe kann als solches bezeichnet werden (substance intermédiaire granuleuse: LEBERT); während das Bindegewebe, das die Muskelbänder einhüllt, aus Blasenzellen

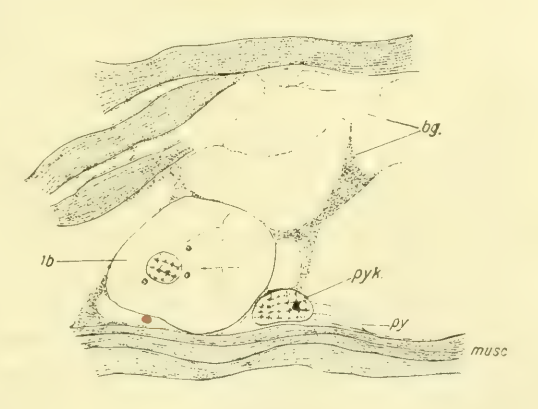
besteht (LANGERsche Blasen, LEYDIGsche Zellen). In ersterem sind mehr oder weniger mit Hämatoxylin färbbare Kerne eingestreut. — Der Kolumellarmuskel ist von LOISEL und andern mit der Radulastütze in Vergleich gestellt worden. So wie in der Radula zwischen den Muskelfasern zur Stütze die vesiculösen Zellen liegen, sind sie hier von dem interfasziculären Bindegewebe umhüllt. PARAVICINI glaubt zwar nicht an die Behauptung von LOISEL ». . . . toutes les fois qu'un muscle a besoin d'un point d'appui solide ou qu'il doit lui-meme servir d'organe de soutien en même temps qu'il a à fournir un travail énergique, ces cellules vésiculeuses persistent pendant l'état adulte«. Bei den Heliciden ist dieses interfasziculäre Bindegewebe in jedem Alterstadium vorhanden, und nur die Produkte der Einlagerungen sind je nach dem Alter des Tieres und dessen Biologie vielfältigere; so werden die Reservestoffe in größerem Maße bei Beginn der Winterruhe aufgespeichert sein.



Textfig. 14.

LANGERsche Blasen an den Randstellen des *retr.phar.* Vergr. 1750.

Wie schon oben erwähnt, liegen die drei Muskelbänder, abgesehen vom retr. int., dachziegelförmig übereinander, doch sind durch reichliches Bindegewebe retr. tent. und retr. phar. ein gutes Stück verbunden. Auf Längsschnitten sieht man deutlich, wie große Zellen mit runden, wandständigen Kernen den einzelnen Längsfasern der Randstelle der beiden Retraktoren anhängen. Textfig. 14. Es sind dies die LANGERschen Blasen (LEYDIGsche Zellen), über deren Herkunft, Aussehen und



Textfig. 15.

Blasenzellen zwischen *retr. tent.* und *retr. phar.* Vergr. 1750.

Bedeutung WETEKAMP S. 462—76 ausführlich berichtet. Hier möchte nur noch die Vermutung ausgesprochen werden, da die LANGERschen Blasen nach WETEKAMP Glykogen speichern, daß diese als Reservestoffbehälter der für die Winterruhe notwendigen Stoffwechselprodukte dienen, denn die Blasenzellen sind oft auch mit andern Konkrementen beladen. Im Jugendstadium sind die beiden Retraktoren nur wenig vereinigt, während bei ausgewachsenen Tieren die Verwachsung der retr. phar. und retr. tent. eine innigere wird (Textfig. 7). Vgl. S. 293. Die blasigen Zellen gehen ohne Grenze in das Perimysium der Muskelfasern über, wie dies aus Textfig. 14, 15 hervorgeht.

Interfasziculäres Bindegewebe befindet sich zwischen den einzelnen Muskelfasern, wie schon LOISEL angibt: »dans les muscles columellaires de l'Escargot qui rattac e le pied de l'animal à la coquille, les fibres sont disposées par nappes on plans superposés sans qui'on puisse y reconnaître en arri`re du moins de faisceaux secondaires. Dans les parties antérieurs de ce muscle, les fibres paraissent intimement accolées entre elles, mais quand on arrive près de la columelle on voit entre elles sur les coupes transversales des espaces stellaires remplis par un protoplasma conténant quelquefois un noyau plus ou moins arrondi, d'un autre côté, les coupes obliques montrent la présence de lames protoplasmiques séparant les différents plans musculaires les uns des autres«.

Dieses lacunäre Bindegewebe ist es nun, welches statt des Sarcolemma die einzelnen Muskelfasern bei den Gastropoden umgibt, das außer den Konservierungsmethoden leicht bei den Muskelfasern eine Querstreifung vortäuschen kann. Die Muskelfasern sind bei mittlerer Schnittdicke (5—10 μ) ziemlich fest aneinandergelagert, so daß auf den ersten Blick die Hauptfasern des die Muskelfasern umgebenden Bindegewebes immer zu ersteren senkrecht stehen, und daher die Hauptfasern leicht als quere Streifung auf den Muskelfasern angesehen werden können, zumal bei dickeren Schnitten sich das Bindegewebe ganz um die Faser hüllt, wie dies schon S. 297 erwähnt wurde. So ist es auch erklärlich, daß, je nach der Schnittrichtung, das Bindegewebe nicht in der Faserrichtung getroffen wird und dann auf der Muskelfaser nicht ganze Querstreifen, sondern nur zarte Strichelungen sichtbar werden.

Da, wo sich die Fasern etwas auseinander geschoben haben, zeigen sich in den Intercellulärräumen große Bindegewebszellen; es sind reichlich Kerne vorhanden (Textfig. 18).

Die Muskelfasern sind von dem interfasziculären Bindegewebe umgeben, und zwar sieht man auf Querschnitten des Muskelkomplexes leicht, daß die Lagerung in dem Retraktor des Fußes eine im ganzen

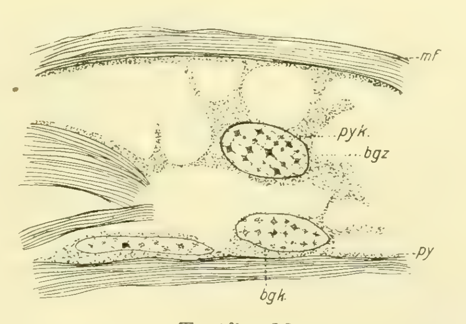
losere ist. Es sind im retr. int. in dem reichlichen Bindegewebe die Muskelfasern eingelagert, d. h. das Bindegewebe umgibt die Muskelfasern wie ein Maschenwerk. Textfig. 16 gibt einen Quer schnitt aus dem retr. int. Das die Fasern umgebende Perimysium geht kontinuierlich in das Bindegewebe über; Bindegewebskerne sind auf solchen Schnitten immer reichlich zu finden, seltener schon Perimysium- und Muskelfaserkern. Auf Längs- und Querschnitten ist die Beziehung zwischen Muskulatur und Bindegewebe deutlich zu erkennen, und diese Verhältnisse werden durch die Figuren 17, 18 genügend erläutert; auch freie Bindegewebszellen (Textfig. 18) gehen direkt in das Perimysium über.



Textfig. 16.
Querschnitt durch den *retr.ped.* Vergr. 1750.



Textfig. 17.
Längsschnitt durch Muskulatur und interfaszikuläres Bindegewebe. Vergr. 1300.



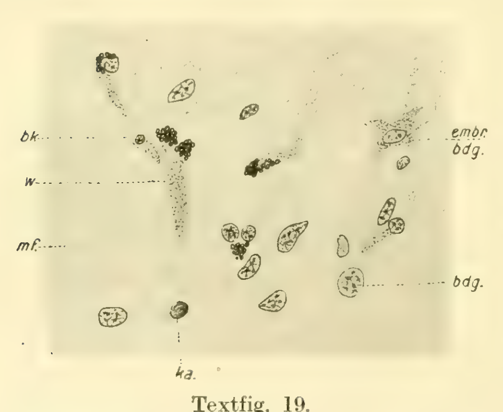
Textfig. 18.
Freie Bindegewebszelle zwischen den Muskelfasern des Tentakelretraktors. Vergr. 1750.

Die in dem Bindegewebe liegenden Muskelfasern haben meist einen runden bis polygonalen Querschnitt. Doch war auf Querschnittsbildern oft zu erkennen, daß die Muskelfaser etwas gezackt erscheint. Es ließe sich diese Tatsache folgendermaßen erklären, trotzdem erst meine Vermutung auf etwaige Zellverbindungen ging: Das Perimysium umlagert die Faser direkt und kann unter Umständen sehr dünn sein. Bei eintretender Konservierung kann nun der Fall eintreten, daß sich das Perimysium bei der Kontraktion stark zusammenzieht, auch infolge der Kontraktion der Plasmafasern des Perimysiums, so daß gleichzeitig die Muskelfaser mit eingeschnürt wird und dadurch ein zackiges Aussehen

erhält (siehe hierzu auch Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. X, S. 162—66), ebenso HEIDENHAIN S. 522). Diese Tatsache war bereits bei den Wirbeltieren bekannt.

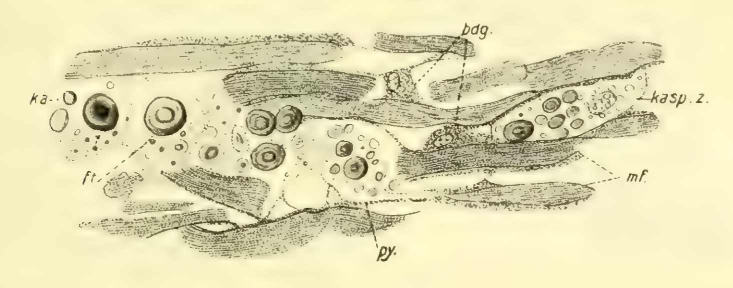
2. Die Einschlüsse.

Zwischen den Muskelfasern, in dem Bindegewebe eingebettet, finden sich mancherlei Reserve- und Baustoffe, die auf den histologischen Bau des Gewerbes keinen wesentlichen Einfluß ausüben; es sind dies die Einschlüsse, die in den verschiedenen Geweben vorkommen. Auf Schnitten eines mit Alauncarmin total gefärbten Objektes fand ich einmal den Muskelfasern spindelförmig angelagert mit gelben Sekrettropfen gefüllte Zellen Textfig. 19, die sehr starke Ähnlichkeit mit den in KOLLMANNS Textfig. 9 abgebildeten Zellen haben, und welcher Autor diese als »intramuskuläres Gallertgewebe« bezeichnet. Es ist dies wohl gespeichertes Fett, da es immer in ganzen Anhäufungen zu finden ist, wohl zu unterscheiden von den Fettropfen der LANGERschen Blasen, die in der Nähe des Kerns liegen und einen etwas grünlichen Farbenton aufweisen. Diese fettspeichernden Zellen sind eine Art Wanderzellen, wie sie schon WETEKAMP in seiner Textfig. 9 wiedergibt. Außer diesen Wanderzellen finden sich zwischen Muskulatur und embryonalen Bindegewebszellen noch Blutzellen, die durch ihre lappige Gestalt leicht von Bindegewebszellen zu unterscheiden sind. Ferner wären noch die Kalkkörper zu erwähnen, die schon in den verschiedensten Körperteilen der Gastropoden beschrieben worden sind; von SEMPER und LEYDIG wurden sie als »spindelförmige oder länglichrunde, mitunter einem Schleifstein ähnliche Körper« angeführt. Nach JANSSENS Angaben sind die Gebilde kohlensauren und phosphorsauren Kalk haltig. Zu bemerken ist, daß das Vorkommen des Kalkgehaltes bei Eintritt der Winterruhe ein erhöhtes ist, wo sich die Kalkkörper stark im Bindegewebe anhäufen (Fig. 20). Auf gleichen MALLORY-Präparaten fanden sich

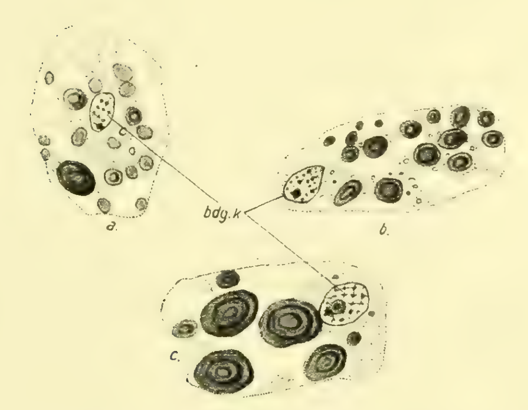


Textfig. 19.
Einschlüsse von Fett, Kalk und Wanderzellen in der Muskulatur der *retr.ped.* Vergr. 675.

zwischen den Muskelfasern auch Zellen mit bindegewebiger Grundsubstanz, in denen die Kalkkörper in den verschiedenen Wachstumsstadien eingelagert sind. Diese Kalkspeicherzellen zeigen bei geeigneter Färbung mit Safranin sehr deutlich die Bindegewebszelle mit dem Kern, in der dann in Massen die Kalkkörper eingelagert sind. Textfig. 21 a—c



Textfig. 20.
Kalkeinlagerung in der Muskulatur. Vergr. 560.



Textfig. 21.
a—c Kalkspeicherzellen in verschiedenen Stadien. Vergr. 1750.

geben solche Stadien wieder; in den jungen Speicherzellen liegen die Kalkablagerungen in Form von kleinen Kugeln, die sich in den späteren Stadien aneinanderlagern, eine konzentrische Schichtung annehmen, so daß man in den älteren Zellen nur wenigere, aber um so größere Kalkkörper findet. Identifizieren ließen sich diese Kalkgebilde mit der üblichen Silbernitrat-Pyrogallolbehandlung. Über die Entstehung der Kalkkörper im Organismus ist noch wenig bekannt. Ich möchte der Ansicht Sieberts beistimmen, daß Kalk wohl mit den Nahrungsstoffen in irgendeiner Form aufgenommen wird und im Bindegewebe

gespeichert wird und hier auf jeden Fall Wachstumstadien durchmacht, da solche in meinen Präparaten zu finden sind. Sicherlich dürften die Kalkkörper wohl zur Schalenbildung Verwendung finden.

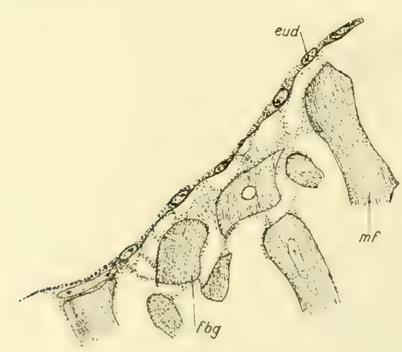


Textfig. 22.
Elastische Faser im Bindegewebe. Vergr. 2100.

Im Bindegewebe und Perimysium liegen in Mengen verstreut die elastischen Fasern, die den Muskelfasern antagonistisch wirken. Bei der Färbung nach Mallory sind diese elastischen Fasern von allen übrigen deutlich durch die intensive rote Färbung zu unterscheiden (Textfig. 22). Es sind feine geschlängelte Fäden, die auf den ersten Blick nicht gleich ins Auge fallen und so erst bei sehr starker Vergrößerung sichtbar werden, zumal es selten gelingt, sie auf Schnitten in ihrer ganzen Ausdehnung zu erhalten, weil sie im Bindegewebe an keine Richtung gebunden sind, und somit kreuz und quer das Gewebe durchziehen.

3. Die Auskleidung der Leibeshöhle.

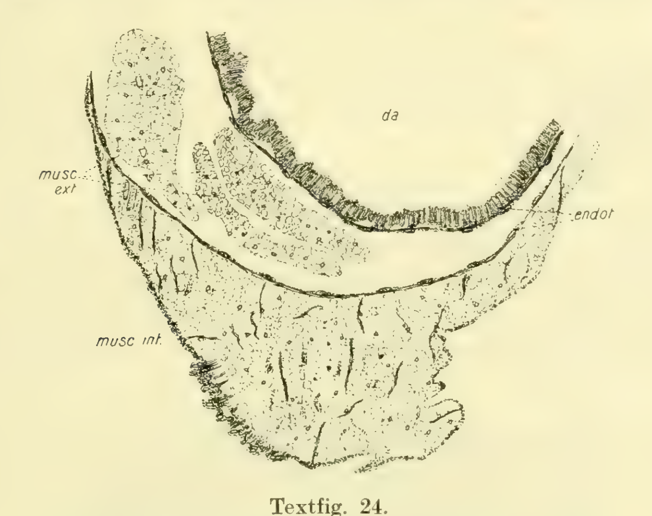
Auf Querschnitten durch eine junge *Helix pom.*, die mir die Lage der einzelnen Muskelbündel geben sollte, stellte sich heraus, daß der retr. int. zur Leibeshöhle hin von einer Auskleidung begrenzt war, die ich als Plattenepithel definieren mußte (Textfig. 24). Auf das Plattenepithel folgte das Perimysium und interfascikuläre Bindegewebe, das gleich kontinuierlich ineinander übergeht und die Muskelfasern des retr. int. umgibt (Textfig. 23). Diese dünne Auskleidungsschicht setzte sich vom Muskel aus nach der Ringmuskelschicht der Leibeswand fort und umgab den Darmkanal, so daß es sich hier in der Tat um eine Auskleidung der Leibeshöhle handeln würde. Nun ist 1883 von Brock der Überzug der Leibeshöhle als aus interstitieller Bindesubstanz



Textfig. 23.
Endothel über den Fasern des *retr. int.* Vergr. 1000.

bestehend beschrieben worden. Wie schon S. 293 erwähnt, ließ sich ein dünnes Häutchen vom retr. int. abziehen (Textfig. 4, 9). Versuche mit Silberbehandlung blieben ergebnislos. Zum Vergleich hatte ich auch Teile der Mantelaußenfläche mit Höllenstein dem Lichte ausgesetzt. Da nun die Zellgrenzen des Epithels der Mantelaußenfläche mit den stärksten Vergrößerungen nur als äußerst kleine polygonale Felder sichtbar sind, so ist es leicht begreiflich, daß die Muskelfasern des Retraktorhäutchens diese feinen Zellgrenzen leicht verdeckten.

Leydig war bei *Paludina* über das Endocard nicht zur Klarheit gekommen; es scheint »außer der bindegewebigen Lage noch ein be-



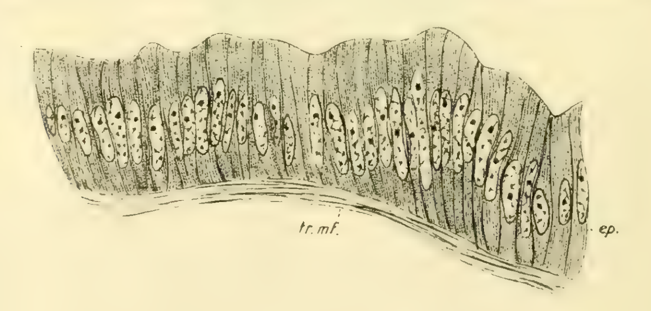
Textfig. 24.
Epitheliale Auskleidung der primären Leibeshöhle. Vergr. 40.

sonderes Epithel zu existieren; doch wird die Frage nach einem solchen noch als eine offene erklärt«. Eberth behauptet stellenweise als Begrenzung der Leibeshöhle an der Oberfläche gewisser Organe von *Helix pom.* ein Epithel durch Silberbehandlung nachgewiesen zu haben. Wie er ferner bei der Untersuchung der Blutcapillaren erwägt, »könnten sich die Zellen durch gegenseitigen Druck abgeplattet haben und so den Eindruck eines Zellenlagers« geben, das »sich bei weiterer Verfolgung nicht als ein kontinuierliches erweist«. Weil allgemein angenommen wird, daß die Leibeshöhle der Mollusken keine epitheliale Auskleidung besitze, so liegt es auch auf der Hand, daß die Autoren (Naef, Pötzsch, Meisenheimer, Tönniges und Otto) sich immer nur mit der sekundären Leibeshöhle beschäftigten und die Frage nach der Existenz der primären Leibeshöhlenauskleidung nicht nachuntersucht haben. Haller fand

bei *Chiton* und einer Reihe von Prosobranchiern, GROBBEN (nach einer HALLERschen Angabe) bei Cephalopoden ein echtes Epithel der Leibeshöhle, der er eine enterocoele Entstehung zuschreibt. Meine Querschnittsbilder haben mit den Textfiguren 24 und 35 von HALLER eine sehr große Ähnlichkeit, so daß ich mit Sicherheit annehmen muß, daß es sich hier um eine epitheliale Auskleidung der primären Leibeshöhle handelt. Die Frage nach dem Zustandekommen dieser epithelialen Auskleidung lasse ich hier unentschieden; darüber können nur entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen Auskunft geben. Immerhin darf so viel gesagt werden, daß dieses Epithel wohl keinesfalls als »Cölomepithel« demjenigen des Pericards gleichzustellen ist. Man muß es sich wohl als mesemchymatischen Ursprungs und zwar so vorstellen, daß die Zellen des Mesenchyms nachträglich zu einer derartig regelmäßigen Anordnung übergegangen sind und endothelialen Charakter angenommen haben.

4. Die epitheliale Zellenlage und die Haftmembran in ihrer Beziehung zum Muskelansatz.

Der Kolumellarmuskel inseriert nicht direkt an der Spindel, sondern ein engerer Zusammenhang zwischen Hart- und Weichteilen wird vermittelt durch eine Epithelschicht, die Fortsetzung des Mantelepithels,

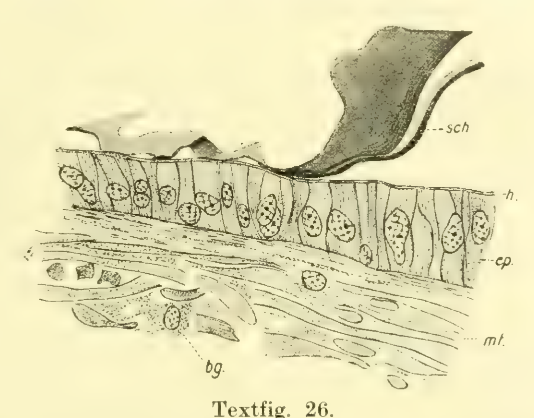


Textfig. 25.
Epithel der Ansatzstelle der Kolumellaris. Vergr. 1400.

der noch eine dünne Haftmembran aufgelagert ist. Die Epithelschicht besteht aus großen regelmäßigen Zellen, welche im Längsschnitt cylindrisch und sehr verlängt erscheinen. Die Kerne sind langgestreckt, mit grobkörnigem Chromatin und liegen meist basalwärts. Scharf abgegrenzt liegen die Zellen nebeneinander, besonders hoch erscheinen sie an den Umbiegungsstellen, wo ein besonders festes Anhaften vonnöten ist (Textfig. 25).

Wenn es mir nur selten gelang, da die Präparation einer äußersten Vorsicht bedarf, auf Schnitten die Schale dem Epithel anliegend zu erhalten (Textfig. 26), so lag dies daran, daß das Objekt dicker geschnitten werden mußte, wodurch dann bei der Färbung die zarte Haftmembran nicht mehr sichtbar war.

Es muß nun angenommen werden, daß diese Zellenlage, die, wie schon erwähnt, eine Fortsetzung des Mantelepithels ist, d. h. das Mantelepithel selbst ist, denn sie läuft unter dem Muskelkomplex durch, — auch an dieser Stelle der Schalensekretion obliegt und zwar in erhöhtem Maße, da außer der Schale noch die dünne Haftmembran hier abgeschieden wird. Es wird nämlich das Periostrakum in der Mantelrinne (»sinon palléal« der französischen Autoren), die oberflächlichen Kalkschichten mit dem Pigment von der »Candelette palléale« (nach Moynier de Villepaix, Biedermann: Polster) und einer schmalen Nachbarzone, die tiefen Kalkschichten endlich von der ganzen Mantelfläche dahinter gebildet.



Textfig. 26.

Muskelansatz an die Schale. (*h* helle Schicht: um das Bild zu vervollständigen.) Vergr. 560.

Ich möchte gegenüber Paravicini, der sagt, daß »die Verletzung der Spindel nicht ausheilt, weil der Mantel nicht überall von einem deutlichen Epithel ausgekleidet ist«, besonders betonen, daß nicht nur bis zur Muskelansatzstelle, sondern der ganze Eingeweidesack von einem Epithel umgeben ist, das sich mittels Silberbehandlung leicht nachweisen läßt; im übrigen wird ein Körperepithel, das den Eingeweidesack umhüllt, auch von Techow und Burkhardt angenommen, wenigstens entnehme ich es Burkhards Angaben mit Bestimmhteit. Techow gibt bei seinen Regenerationsversuchen an, daß bei Tieren, denen die Gehäusespitze entfernt wurde, wobei geringe Verletzungen des Eingeweidesackes kaum zu vermeiden sind, nach 2 Tagen sich schon der bloßgelegte Weichkörper mit einem weißlichen organischen Häutchen überzogen hatte, das dann durch Kalkeinlagerungen verstärkt wurde. Wie er dann ferner angibt, bringen die herausbrechenden Schalenteile

leicht eine Verletzung der Kolumella mit sich und führen daher häufig das Absterben des operierten Tieres herbei. Wenn auch Kalkeinlagerungen in Massen zwischen der Muskulatur aufzufinden sind, — da die physiologische Bedeutung der Kalkkörper doch auch die ist, daß sie zur Schalenbildung benutzt werden und als Reservematerial im Falle einer Schalenverletzung den in größeren Mengen nötigen Kalk liefern müssen, — so ist es doch erklärlich, daß durch den bedeutenden Eingriff die Lebensfähigkeit des Tieres erheblich herabgesetzt wird, da bei manchen Verletzungen ein großer Teil der Körperoberfläche freigelegt, der Schutzhülle beraubt und ungünstigen äußeren Einflüssen ausgesetzt wird, daß ferner jedes Tier nicht den genügend großen Kalkvorrat aufgespeichert hat, um den spontanen umfangreichen Verlust zu reparieren. Es könnte sich also nur darum handeln, daß das Epithel des Eingeweidesackes in seiner Funktion nicht schnell genug den Verlust ersetzt, zumal die Spindel zu ihrer Festigkeit eine reichliche Kalkablagerung fordert. — Der angeschnittene Muskel regeneriert nach TECHOW nur langsam.

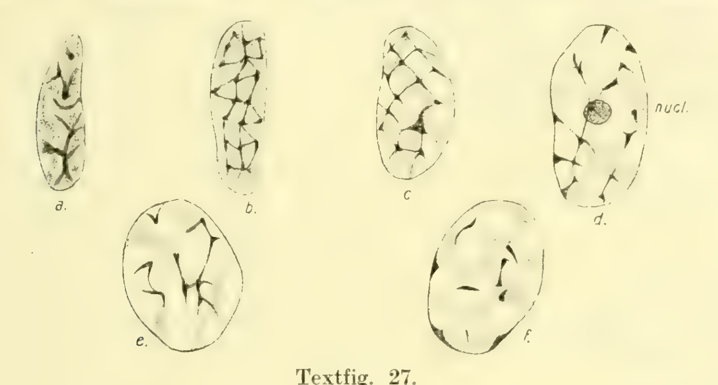
Es ist das Epithel als indirektes Bindemittel zwischen Muskulatur und Schale zu finden. Als Beweis wird von den Autoren die analoge Anordnung der Teile der Radulastützen angeführt, denn einmal lagert dem hohen Cylinderepithel wie hier, so dort, die Balsamembran auf, und zum andern sind im Stützknorpel die kurzen Fasergruppen durch vesikulöse Bindezellen verbunden, während sich hier zwischen den einzelnen Muskelfasern das interfasziculäre Bindegewebe findet.

Auf manchen Längsschnitten, besonders bei alten Tieren, zeigten die Kerne eine auffallende Vacuolisierung. Ich möchte diese als eine senile Erscheinung betrachten. Anderseits könnten aber auch bei einer stark secernierenden Tätigkeit einzelne Zellen, die ihre Aufgabe erfüllt haben, absterben, um neugebildeten Secretzellen Platz zu machen. Das Epithel, das die Schale ausscheidet, ist sehr umbildungsfähig und ändert seine Form und Funktion mit dem jeweiligen physiologischen Bedürfnis; für die ganze Mantelfläche gilt dies weniger. Bei solchen degenerierten Kernen wird das Plasma immer grobkörniger, bis sich das Chromatin an einzelnen Stellen klumpig zusammenballt und Plasmainseln bildet.

Es fällt also den Epithelzellen auch hier die Aufgabe der Schalensekretion zu. 1902 sagt BIEDERMANN: »Schalen bilden sich aus Secreten, welche den Epithelzellen des Mantels und vielleicht auch zum Teil von Drüsenzellen geliefert werden«. Es erfolgt die Bildung der Schalensubstanz also nicht unabhängig vom Tierkörper, sondern steht in engster

Beziehung zur Tätigkeit spezifisch lebendiger Zellen«, denn lange standen sich zwei Ansichten scharf gegenüber; die, welche die Schale als Produkt des Tieres entstehen ließ (Apposition), und die, welche sie unabhängig vom Weichkörper gewissermaßen als selbständigen Organismus auffaßte (Intersusception). Als Anhänger der heutigen Secretionstheorie galten REAUMUR 1876, SEMPER 1857, TULLBERG 1883, EHRENBAUM 1884, SIEBERT 1913 und andere. SEMPER läßt die äußere Schicht sich bilden durch Secretion von Drüsen des Mantelrandes, während sich die innere aus einer durch die Epidermiszellen ausgeschiedenen Flüssigkeit kristallinisch niederschlägt.

Nach den neuesten Untersuchungen ist das gesamte Außenepithel befähigt, die verschiedenen Schalenschichten zu bilden (s. RASSBACH,



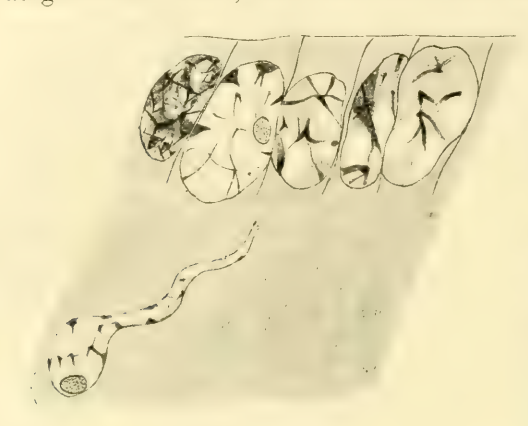
Textfig. 27.

a—f, Kerne der Schleimzellen während der verschiedenen Sekretionsstadien. Vergr. 1750.

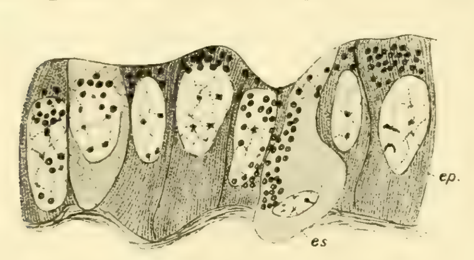
SIEBERT, BURKHARDT, FLÖSSNER). Nach den geeigneten Färbungsmethoden, Gentianaviolett, Thionin und Mucicarmin traten die secernierenden Zellen im Epithel, die Schleimzellen, deutlich zutage und zwar bereits in den verschiedenen Stadien ihrer Funktion. So fand ich Zellen, die noch mit Secret gefüllt waren, andere, die in der Ausscheidung begriffen waren, wieder andere, die ihre jeweilige Funktion gerade erfüllt hatten. Besonders auffällig war hierbei die Struktur des Zellkerns, »der sich im Verlaufe der Secretion und Excretion als Ausdruck seiner Mitwirkung bei der Bereitung des Secretes typisch ändert«.

Schon oben war von den senilen Erscheinungen die Rede. So war es besonders augenfällig, daß je nach dem Funktionsstadium der Zelle, die Kerne in ihrem Chromatingehalt verändert aussehen. In Textfig. 27 a—f ist eine Reihe solcher Stadien dargestellt. Es ist hiernach einleuchtend, wie je nach dem Stande der Secretion das grobe Chromatingerüst immer mehr und mehr zurücktritt, bis nur noch ein zartes

Chromatinnetz übrigbleibt, dann entweder die Funktionsbestimmung von neuem beginnt oder die Zelle abstirbt, um jüngeren Platz zu machen, wenngleich sie auch nach häufiger Regeneration ihre Funktion wieder aufgenommen hatte, wird sie doch einmal erschöpft sein. Als Ersatz würden dann umgewandelte Epithelzellen in Frage kommen, denn Teilungsstadien von Schleimzellen ließen sich nicht auffinden. Ich möchte hier nur auf die näheren Ausführungen von SIEBERT hinweisen (S. 487 bis 496). Von Wichtigkeit wäre dann, daß außer den epithelialen Schleimzellen, die im Stadium tätiger Secretion eng zusammengedrängt liegen, noch subepitheliale Schleimzellen vorhanden sind, die tief in die Muskulatur hineinragen, d. h. zwischen den Muskelfasern gelagert sind, flaschenförmig erscheinen und einen langen schmalen Ausführungsgang durch das Epithel hinsenden (Fig. 28). Auf Schnitten sind meist die Schleimzellen nicht in ihrer ganzen Länge mit den Ausführgängen getroffen, was daher rührt, daß die subepithelialen Schleimzellen nicht in einer Ebene liegen, sondern einen gewundenen Verlauf haben. Aber immerhin sind die querangeschnittenen Gänge von den Bindegewebskernen gut zu unterscheiden. Der Kern der subepithelialen Schleimzellen liegt im basalen Teil und ist meist klein. Es muß wohl angenommen werden, daß diese subepithelialen Schleimzellen epithelialer Natur sind und erst sekundär in die Muskulatur verlagert wurden (s. SIEBERT, S. 495). Textfig. 29 gibt ein Bild der Zellen während der Secretion. Die ganze Epithellage ist dann von kleinen Sekrettröpfchen ganz überlagert.



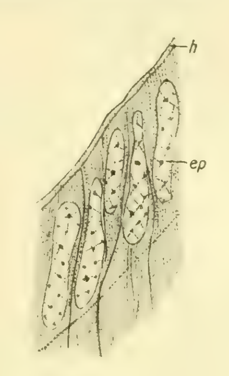
Textfig. 28.
Epitheliale und subepitheliale Schleimzellen aus dem *retr. int.* Vergr. 1750.



Textfig. 29.
Schleimzellen im Stadium der Exkretion. Vergr. 1400.

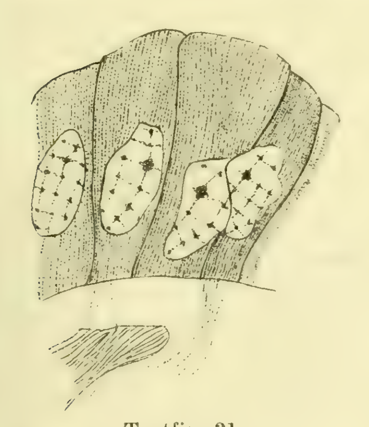
Dieses Secret wird gemeinsam mit den Kalkkörpern der Muskulatur zur Schalenbildung beitragen, indem ersteres die Grundsubstanz bildet, in der die Kalkkörper dann eingelagert werden.

Die Epithelzellen werden von den epithelialen Fibrillen durchzogen, die sich an die Muskelfibrillen ansetzen können (Textfig. 28, 30—32). Die epiteliale Zellenlage ist gegen Bindegewebe und Muskelfasern gewöhnlich durch eine deutliche Basalmembran abgegrenzt, die oft fein gepackt erscheint: es würde dies etwa an die Verhältnisse erinnern, wie Schmidt sie bei *Hyla* bespricht, wo die Muskelfibrillen verschieden weit in die Epidermis hineinragen und daher der Übergang in die Zellsehne verzahnt erscheint. Ein unmittelbarer Übergang der Muskelfibrille in die Epithelialfibrille fand sich bei den Fasern des retr. int. (Textfig. 30). Diese Tatsache — es muß hier die Basalmembran mehr oder weniger resorbiert sein — findet darin ihre Erklärung, daß der retr. int. funktionell eine größere Kraft aufbieten muß und daher die Basalmembran zurückgebildet wurde, um der Muskelfaser einen direkten Ansatz an die Schale zu ermöglichen.

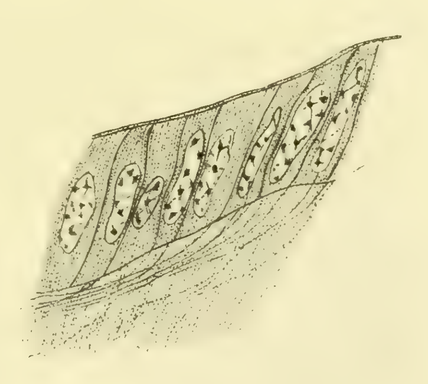


Textfig. 30.
Helle Schicht über dem Ansatzepithel der *retr. int.* Vergr. 672.

Wohl läßt sich feststellen, daß die Transversalfasern des Eingeweidesackes sich der Epithellage zuneigen und in die epithelialen Fibrillen



Textfig. 31.
Muskelfibrillen gehen in die Epithelialfibrillen über. Vergr. 2100.



Textfig. 32.
Dasselbe bei einem jungen Tier. Vergr. 1400.

übergehen und so ihren Insertionspunkt indirekt an der Schale nehmen (Textfig. 31, 32). Gleichzeitig traten aber auch die Fasern der

verschiedenen Retraktoren an die Basalmembran, so daß unter der Epithelschicht stets ein dichtes Geflecht von Muskelfasern zu finden ist.

Wenn die Untersuchungen über den Muskelansatz bei den Arthropoden schon schwierig waren und zu recht verschiedenartigen Auffassungen führten, so gilt dies in noch erhöhtem Maße von den Untersuchungen bei den Mollusken, wie sie an den Muscheln und bei den Schnecken ausgeführt wurden. Bei den Lamellibranchiaten geht die Frage schon recht weit zurück; man fand, daß an den Stellen, wo die Muskeln mit der Schale verkittet sind, eine besondere Schicht vorhanden ist. TULLBERG (1882) gibt an, daß diese Schicht, die er als »durchsichtige Substanz« bezeichnete, »von den Epithelzellen an den Enden der Muskeln gebildet wird«.

Anders EHRENBAUM 1884; nach ihm existierte kein Epithel; er sieht in der »durchsichtigen Substanz nur sekundär ausgefüllte Höhlungen, in die zerfaserte Enden des Muskels hineingehen«; ebenso LIST; diese Muskelfaserenden sind durch secretorische Tätigkeit der Muskelzellen entstanden.

1885 beschreibt F. MÜLLER die »durchsichtige Substanz« als ein organisches Gebilde«, das er als »Stäbchenschicht« bezeichnet, und das er durch Erhärten von Muskelfaserenden entstehen läßt.

1893 erfolgte dann durch THIELE die Anerkennung des von TULLBERG gefundenen Haftepithels; die »durchsichtige Substanz« nannte er Hypostrakum.

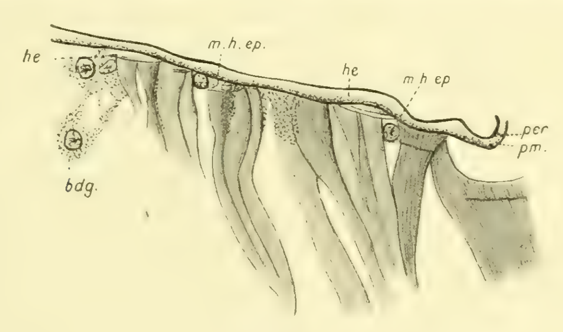
1900 bezeichnet STEMPELL das Epithel der Ansatzstelle als »Stäbchenschicht«. Diese »differenzierte Partie des Körpers« soll Schalenstoff secernieren und zugleich den innigen Zusammenhang zwischen Muskeln und Schale herstellen, indem sich ihre distalen Regionen direkt in Schalensubstanz umwandeln«.

LIST stellt 1902 das Vorhandensein der »durchsichtigen Substanz« fest.

MARCEAU streift auch die Frage und meint, daß die Insertion eine direkte sei. Die »helle Schicht« ist von RUBBEL, 1911 von RASSBACH näher untersucht worden. RASSBACH zeigte, daß die Muskeln an ihrem distalen Ende »eine Zerfaserung im Haftepithel erleiden«, und daß das Plasma des Haftepithels eine deutliche faserige Struktur zeigt, deren Einzelelemente aber nicht immer mit den Fasern der Muskelenden in Zusammenhang treten.

Doch haben die Untersuchungen von BRÜCK 1914 ergeben, daß, nachdem die Grenzmembran mitsamt den Verschmelzungsknoten verschwunden ist, »jeder Muskelfibrille eine epitheliale Fibrille im Haftepithel entspricht«, wie es auch schon LEYDIG angegeben hatte. Die

Verbindung des Muskels mit der Schale der Muschel geschieht durch die Vermittlung eines besonderen Haftepithels. Dieses hat die Funktion, Schalenstoff zu secernieren. Die besondere Schalenschicht ist das Hypostracum [in diesem Falle die sogenannte »homogene Membran«]. Dann hat das Epithel die Aufgabe, die epithelialen Fibrillen zu bilden, die an dem einen Ende mit je einer Muskelfibrille verschmelzen, am anderen Ende am Hypostrakum angekittet sind. Dieses besondere Haftepithel, das an seiner Oberfläche eine vierte Schicht, die »helle Schicht« ausscheidet, wurde auch von SIEBERT gefunden. HERBERS erkannte diesen Befund nicht an und behauptete, daß sich die Muskelfibrillen zwischen den Zellen des Körperepithels hindurchzwängen, um an die Schale zu gelangen. Später ziehen sie in ganzen Zügen bis



Textfig. 33.
Schalenadduktor bei *Cyclas cor.* Vergr. 2100.

an die Schale heran und drängen dabei das Epithel immer mehr aus ihrem Bereich. Dennoch trifft man an der Insertionsstelle mitunter ganze Kernreihen, die nur dem ursprünglichen Epithel angehören können«.

Ein solches Hypostrakum, wie BRÜCK es in seiner Textfig. 45 für den Adductor post. des Schalenansatzes bei *Anodonta cell.* Schröt. wiedergibt, hatte ich selbst Gelegenheit, bei der kleinen Süßwassermuschel *Cyclas cor.* festzustellen (Textfig. 33). Da, wo sich die Schale etwas von den einzelnen Muskelbündeln gelöst hat, sieht man ihnen aufgelagert eine dünne, sich nur wenig färbende Schicht, eine zarte Haftmembran. Zwischen den einzelnen Muskelzügen kann man oft das Mantelhaftepithel durchtreten sehen. Ein Anhaften der Schale war ausschließlich nur bei dicken Schnitten möglich.

Nach LEYDIG nun hat die Schale Kanälchen »mit eigener häutiger Wandung«, und auch F. MÜLLER spricht von deren Existenz; dieselben sind »Auswüchse der Manteloberfläche und bewirken vornehmlich die enge Verbindung zwischen Schale und Mantel«.

Bei den Untersuchungen an *Calyculina* (*Cyclas*) *lacustris* fand O. Schröder, daß Periost und Mantelepithel durch dünne Fäden in Verbindung stehen, »welche den Hohlraum der aufgelösten Schale durchzogen«. Die Fädchen entsprachen den Kanälen der Schale, und es war nach genauerer Beobachtung jedes Fädchen ein Fortsatz gewisser Zellen des Mantelepithels. Dies würde mit den Angaben von Paravicini übereinstimmen, der angibt, daß sich bei *Helix pom.* die »homogene Membran« durch feine Fortsätze mit der Schale, deren organischer Substanz, in Verbindung setzt, die ihrerseits die von der anorganischen Substanz freigelassenen Hohlräume erfüllt.

Mit diesem Hypostrakum der Lamellibranchiaten ließe sich in seiner Ausbildung und Funktion nun die »homogene Membran« der Ansatzstelle bei *Helix pom.* vergleichen. Diese »homogene Membran« bleibt am besten erhalten, wenn das Objekt in toto gefärbt und geschnitten wird, denn eine Behandlung mit Säuren führt zu leicht zu Auflösung der dünnen Schicht, deren organische Grundsubstanz bei Entkalkung meist nicht am Epithel haften bleibt. Auf so hergestellten Präparaten ließ sich nun feststellen, daß die »homogene Membran«, die sich wenig, fast gar nicht färbt, von den epithelialen Fibrillen deutlich durchsetzt wird (Textfig. 30), was für das feste Anhaften der Weichteile an der Spindel sprechen würde. An einzelnen Stellen, besonders an den Rundungen der Ansatzplatte des retr. int. zeigte sich, wie die Muskelfibrillen deutlich in die epithelialen Fibrillen übergehen. Es würde dies mit den Ansichten von Brück und Siebert übereinstimmen, daß »eine Verschmelzung von Muskel- und Epithelzellen stattfindet. Die Muskelfasern dringen in die Epithelzellen ein, die sich gegen das Bindegewebe durch eine deutliche Basalmembran abgrenzen« (Textfig. 17, S. 472, Brück).

Diese epithelialen Fibrillen setzen sich dann in die »helle Schicht« fort, um so dem Muskel noch eine innigere Verbindung mit der Schale zu ermöglichen. Die Bezeichnung »homogene Membran« der Autoren würde also nicht zu Recht bestehen, da sie durch die letzte Tatsache ihr homogenes Aussehen verliert. Bei stärkerer Färbung, wo die einzelnen Fibrillen nicht so deutlich hervortreten, erscheint sie zwar oft homogen. Der Ausdruck »Stäbchenschicht« hätte insofern Berechtigung, als durch das Durchsetzen der Fibrillenenden, die funktionell aus den epithelialen Fibrillen entstehen, das Aussehen eines Stäbchensaumes bedingt ist. Rassbach, Siebert, Brück bezeichnen diese abschließende oder verbindende Lamelle als »helle Schicht«, und dieser Bezeichnung muß ich mich durchaus anschließen, da die »helle Schicht«

auf den Präparaten meist als äußerst feiner durchsichtiger Saum zu erkennen ist, der sich meist wenig färbt.

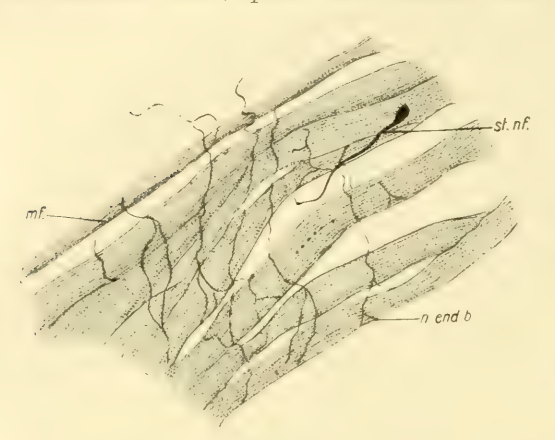
Nach Untersuchungen von STAMM, SNETHLAGE, WEGE, CASPAR, TÖRNE, HENNEGUY, HOLMGREN und andern, die über alle Arthropodengruppen ausgedehnt wurden, erfolgt der Ansatz der Muskulatur am Chitin der Arthropoden mit Hilfe der modifizierten Hypodermis, der STAMMschen »epithelialen Sehne«. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Mollusken, nur scheint die Verbindung zwischen den Mantelfibrillen und den Fasern des Haftepithels eine besonders innige zu sein, so daß man in noch entschiedener Weise von einem Hindurchtreten der Muskelfibrillen durch das Epithel an die Schale sprechen kann. Es besteht aber zwischen diesen Verhältnissen bei Arthropoden und Mollusken eine recht weitgehende Übereinstimmung. Diese erstreckt sich übrigens noch weiter, indem die Haftfibrillen bei den Gastropoden sogar in die über dem Epithel liegende dünne Schicht eindringen, wie es auch beim Chitin der Arthropoden geschehen kann. Dadurch wird der Zusammenhang zwischen Muskel und Schale an der Ansatzstelle noch bedeutend verstärkt.

5. Die Innervation.

Im Gegensatz zu BÖHMIG, BECK und PLATE hatte SCHMALZ schon 1914 festgestellt, daß aus den Pleuralganglien regelmäßig zwei Nerven austreten: der eine innerviert den Fühler- und Mundretraktormuskel (nervus musculi columellaris), der andere zieht in seinem Hauptstamm zum Pharynxretraktormuskel (nervus musculi retractoris pharyngealis). Den Verlauf der einzelnen Nervenäste bespricht SCHMALZ in seiner Arbeit (S. 543): »vom Ganglion zieht der Kolumellarmuskelnerv schräg seitlich zum Retraktormuskel und läuft in diesem aufwärts; dabei gibt er eine Anzahl inkonstanter Seitennerven ab«. — »Weiter als bis zur Höhe des Aortenzweiges zu den Speicheldrüsen und dem Darm läßt sich der Kolumellarmuskelnerv in den seltensten Fällen verfolgen. Doch ist anzunehmen, daß er mit seinen feinen Verzweigungen bis zur Spindel vordringt, da der Muskel von keinem andern Nerven weiter in seinem oberen Teil versorgt wird«. — Der Pharyngealmuskelnerv, ebenfalls aus dem Pleuralganglion stammend, teilt sich in halber Höhe des Schlundrings; der Hauptstamm innerviert den Pharyngealretraktor. KUNZE hat den Ursprung der Nerven im Pleuralganglion näher beleuchtet.

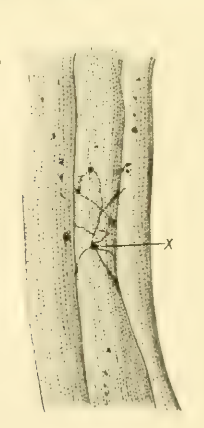
Die Innervierung des Kolumellaris verläuft peripher und ist eine äußerst feine. Periphere Nervennetze sollen nach BETHE nicht bloß

in der Muskulatur der Wirbeltiere, sondern auch verbreitet bei gewissen wirbellosen Tieren, speziell bei Mollusken und Coelenteraten vorhanden sein. HOFMANN bespricht eine solche bei Cephalopoden.

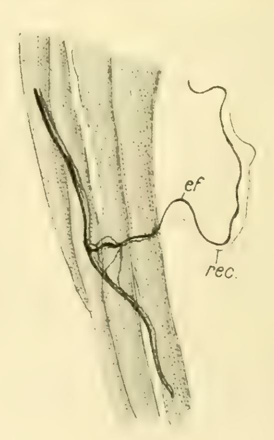


Textfig. 34.
Innervation der Muskelfasern. Vergr. 672.

Die neuen Methoden der extravitalen Methylenblautinktion gaben hier sehr gute Resultate. JORDAN bezeichnet dieses System der Innervierung als ein solches erster Ordnung. Von den Hauptstämmen gehen nach allen Richtungen Seitenzweige aus, und von diesen aus werden die einzelnen Muskelfasern von kleinsten Ästchen umfaßt, deren jedes mit einem Endplättchen inseriert (Fig. 34). Wie fein die Verzweigung auf einem kleinen Stück einer Faser ist, zeigt Textfig. 35. In dem



Textfig. 35.
Nerven-Endbäumchen auf einer Muskelfaser. Vergr. 672.



Textfig. 36.
Förderungs- und Hemmungsnerv in dem Kolumellaris. Vergr. 672.

Punkte x auf Textfig. 35 muß der Nerv senkrecht zur Ebene gedacht werden; in diesem Punkte endet die Nervenfaser, von wo sich dann die Endästchen ausbreiten. Unvollkommene Imprägnierung der leitenden Bahnen macht sich in Form von eingelagerten Körnchen geltend

(Textfig. 34, 35). Die Endplättchen scheinen in der der Muskelfaser anliegenden Bindegewebshülle, dem Perimysium zu liegen. Die Endästchen der verschiedenen Zweigfasern können anastomosieren.

Einer auffallenden Tatsache muß hier Erwähnung getan werden. Es zeigte sich, daß bei der Verzweigung von der Stammnervenfaser aus immer zwei Seitenäste parallel nach derselben Richtung gingen (Textfig. 36), wovon der eine beträchtlich dünner erschien und in Wellenlinie verlief. Es fand nun BIEDERMANN im Öffnungsmuskel der Krebsscheere ausnahmslos je zwei Achsenzylinder in einer gemeinsamen »Nervenscheide« verlaufen und sich nach dem von HAECKEL beobachteten Modus stets gleichzeitig dichotomisch verteilen. BIEDERMANN deutet seine Ergebnisse in gleichem Sinne wie die PAWLOWschen Beobachtungen an dem Schließmuskel von *Anodonta*: »Es würde sich dann in beiden Fällen um gemischte Nerven handeln, welche teils Fasern enthalten, deren Erregung zu einer Kontraktion der zugehörigen Muskelelemente führt, wenn diese sich im Ruhezustand befinden, teils solche, durch deren Erregung ein gegenteiliger Erfolg, d. i. Hemmung bzw. Erschlaffung kontrahierter Fasern bewirkt wird«. »Die Annahme von zwei antagonistisch wirkenden Fasergattungen, welche, in ein und demselben Nervenstamm vereinigt, einen quergestreiften Muskel versorgen, der ähnlich wie zahlreiche glatte Muskeln sowie auch der Herzmuskel in hohem Grade zu einer vom Zentralnervensystem unabhängigen tonischen Erregung neigt, würde nach den Erfahrungen, über die man gegenwärtig bezüglich der Verbreitung von Hemmungsnerven verfügt, keine gewagte sein«. MANGOLD spricht sich bedingt für diese Hypothese aus. BIEDERMANN nimmt also zwei verschiedene antagonistisch wirkende Fasergattungen an (GASKELL: anabolische und katabolische), die in ein und demselben Nervenstamm vereinigt sind. Über den eigentlichen Mechanismus der nervösen Hemmungen sind wir bis heute auf Hypothesen angewiesen.

Bei *Helix pom.* laufen die größeren Nervenzweige über mehrere Muskelfasern hinweg und geben an denselben Ästchen ab; oft findet die Teilung erst in fernen Gebieten statt; der Doppelverlauf der Muskelnerven läßt sich noch über mehrere Seitenäste hin verfolgen. MANGOLD nennt die Nervenverzweigung eine diplotomische. Es müßte festgestellt werden, ob diese Doppelinnervation bei den Mollusken oder speziell bei den Gastropoden die Regel wäre, wie dies bei den Arthropoden der Fall ist. MANGOLD kommt bei Erwägung der physiologischen Bedeutung dieser äußerst eigenartigen und erst wenig aufgefundenen Innervierung zu keiner befriedigenden Beantwortung dieser Frage,

weil es dazu weiterer Forschung bedarf, besonders auch bei anderen Tierklassen. Es würde also noch mehrerer Analogien bedürfen, »bis die Lehre von der doppelten Innervation durch erregende dissimilierende (Löwit), katabolische und hemmende, assimilierende, anabolische Fasern auf breiterer Basis begründet werden kann«.

In jüngster Zeit hat sich P. Hoffmann mit den in Frage stehenden Erscheinungen beschäftigt und kommt nach genauen histologischen und physiologischen Untersuchungen zu Resultaten, die Biedermanns Auffassungen bestätigen; er sagt: »Der Achsencylinder, der zugleich auch den Strecker der Schere innerviert, ist der fördernde, der andere der bis ins zweite Glied mit den motorischen Schließnerven verläuft, ist der hemmende«. »Während also im Zentralnervensystem der Vertebraten die Resultante der hemmenden und erregenden Impulse bereits gezogen und von dort der endgültige Impuls zum Muskel gesandt wird, erfolgt die Kompensation der beiden Erregungen bei den Arthropoden erst in der Peripherie, an der Nervenendigung im Muskel. Dies ist die Bedeutung der doppelten Innervation der Krebsmuskeln«. Es sind also bei diesen Tieren Teile, die bei den Wirbeltieren im Rückenmark liegen, in die Muskeln verlegt.

Wie schon Biedermann, Mangold und Hoffmann für die Muskelnerven der Arthropoden angaben, sind auch beim Kolumellarnerven die beiden Achsencylinder nicht gleich gefärbt; der eine erscheint blasser und dicker, der andere distinkter gefärbt und dünner. Bei Reizung der dünnen Nerven wird nach physiologischen Versuchen eine Erregung ausgelöst, nach Reizung der dicken Nerven erfolgt Hemmung.

Interessant sind für diese Betrachtungen die Angaben von Jordan für die auslösende Funktion des Muskels der Pulmonaten. »Das Cerebralganglion beherrscht zum großen Teil die Reizschwelle und die Arbeitsleistung der Muskulatur und zwar, wie es scheint, in ganz unmittelbarer Weise; die Pedalganglien beherrschen in unmittelbarer Weise nur den tonischen Zustand der Muskulatur, daher nur mittelbar Reizschwelle und Leistung«. — Der normale Ablauf der Bewegung bedarf einer sorgfältigen Regulierung des Tonus, die eben die Pedalganglien besorgen. Erst innerhalb dieser Grundbedingung entwickeln sich die feineren Abstufungen der Bewegung, Abstufungen, die ihrerseits lediglich ein Produkt des Cerebralganglions sind.

Erwähnt sei hier noch folgender Befund. Auf Zupfpräparaten von der Muskulatur des Kolumellaris, die extravital in Methylenblau gefärbt waren, erschienen, besonders zwischen den Fasern des retr. int.

intensiv gefärbte, ovale Gebilde, die von einem dichten Netz von Bindegewebe und Nervenästen umgeben waren. Bei einer Kontrollfärbung mit Alauncarmin in toto stellte es sich bei gleichen zerzupften Muskelfasern der gleichen Stellen heraus, daß hier ein Parasit der Weinbergschnecke vorlag, vermutlich Trypanoplasma helicis Leydy, den Friedrich in seiner Arbeit beschrieben hat. In meinen Präparaten waren die verschiedensten Formen, selbst Teilungsstadien zu finden.

Zusammenfassung der hauptsächlichen Befunde über den Kolumellarmuskel.

Der Kolumellarmuskel, bestehend aus retr. int. und retr. ext., setzt an der Spindel nach $2^1/_2$ Windungen von der Spitze aus an. Der ganze Muskelkomplex bildet eine Ansatzplatte, die sich den Windungen der Kolumella anpaßt, wobei die Bänder des retr. ext. dachziegelförmig übereinander gelagert sind, und der retr. phar. je nach dem Altersstadium des Tieres noch einen Teil durch reiches Bindegewebe miteinander verbunden sind.

Der Ansatz des Kolumellaris an die Schale ist kein direkter, sondern wird vermittelt:

1) durch reichliches Bindegewebe, das als interfascikuläres die glatten Muskelfasern umhüllt und als großes, blasiges Gewebe (Blasenzellen — Langersche Blasen —) die einzelnen Muskelbänder umgibt;

2) durch eine epitheliale Zellenlage, die sekretorische Funktion hat und zusammen mit den Kalkeinlagerungen der Muskulatur zur Schalenbildung beiträgt.;

3) durch eine »helle Schicht« (bei den Autoren »homogene Membran«), die von den Ausläufern der epithelialen Fibrillen durchsetzt wird, welche letztere direkt mit den Muskelfibrillen in Verbindung stehen können, so daß ein möglichst inniger und fester Zusammenhang zwischen Schale und Weichkörper gewährleistet wird.

Bezüglich der übrigen Befunde sei auf den Text verwiesen.

Marburg, im Februar 1919.

Literaturverzeichnis.

Apathy St.: Das leitende Element des Nervensystems und seine topographische Beziehung zu den Zellen. Mitteilungen der Zool. Sta. Neapel Bd. XII. 1897.

Alexandrowicz H.: Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der Crustaceen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 45, 1909.

BERGH, R. S.: Beiträge zur vergleichenden Histologie. Wiesbaden 1898. Anat. Hefte.

BETHE A: Eine neue Methode der Methylenblaufixation. Anat. Anz. Bd. 18. 1896.

BIEDERMANN, W.: Über Bau und Entwicklung der Muschel- und Schneckenschalen. Zeitschr. Naturw. Bd. 36. Jena 1902.

—, Untersuchungen über die Innervation der Krebsscheere. Wiener Sitzungsber. Abt. III. Bd. 93, 95, 96, 1886/87.

BROCK, J.: Untersuchungen über die instertitielle Bindesubstanz der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39, 1883.

BRÜCK, A.: Die Muskulatur von Anodonta cell. Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 110. 1914.

—, Über die Muskelstruktur und Entstehung, sowie über die Verbindung mit der Schale bei den Muscheln. Zool. Anz. Bd. 42. 1913.

BURKHARDT, FR.: Das Körperepithel von Helix pom. Inaug.-Diss. Marburg 1916.

CAMBRIDGE NATURAL HISTORY: Mollusca 1895.

DÖRING, A.: Untersuchungen über Pulmonatenschalen. Göttingen 1872.

EBERTH, C. H.: Über den Bau und Entwicklung der Blutcapillaren. Naturw. Zeitschr. Würzburg 1866/67, Bd. 6.

EHRENBAUM, E.: Untersuchungen über Strukturen und Bildung der Schale. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.

FLÖSSNER, W.: Die Schalenstruktur von Helix pom. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 113. 1915.

FOL, H.: Sur la structure microscopique des muscles des Mollusques. Compt. rend. Acad. Sc. A I. 1888.

—, Développement des Gastropodes pulmonés. Arch. zool. exp. A VII. 1879/80.

FRIEDRICH, L.: Über Bau und Naturgeschichte des Trypanoplasma helicis Leydy. Inaug.-Dissertation Marburg 1909.

GARNIER, CH.: Sur l'apparence de ponts intercellulaires. Jour. de l'Anat. et de la Physiol. Bd. 33. 1897.

GEGENBAUR, C.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.

HADFIELD, H.: Muscular power of Snails. Zoologist Vol. 11. 1887. S. 114/115.

HALLER, B.: Die Organisation der Chitonen der Adria. Arb. d. zool. Institut, Wien 1882.

HEIDENHAIN, M.: Plasma und Zelle. Jena 1911.

HERBERS, N.: Die Entwicklung von Anodonta cell. Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 118. 1913.

HERTWIG, O u. R.: Die Cölomtheorie. Jena 1881.

HENNEGUY, F.: Les modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes Comp. rend. Assoc. Anat. 8 Réunion 1906.

HESCHELER, R.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena 1900.

HOFER, B.: Über die lähmende Wirkung des Hydroxylamins auf die kontraktilen Elemente. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie Bd. 7. 1890.

HOFMANN, F. B.: Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen. PFLÜGER Archiv Bd. 118. 1907.

HOFMANN, F. B.: Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.

HOFFMANN, P.: Über die doppelte Innervation der Krebsmuskeln, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis nervöser Hemmungen). Zeitschr. f. Biologie Bd. 63. 1914.

—, Über die Begegnung zweier Erregungen in der Nervenfaser. Zeitschr. f. Biologie Bd. 67. 1914.

HOLMGREN, N.: Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebsarten. Anat. Anz. Bd. 20. 1902.

JORDAN, H.: Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten. PFLÜGERS Archiv f. Physiol. Bd. 106. 110. 1905.

—, Über die Physiologie der Muskulatur und des centralen Nervensystems bei hochorganartigen Wirbellosen, insbesondere bei Schnecken. Ergebnisse d. Physiol. 16. Jahrg. 1918.

KOLLMANN, J.: Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13. 1877.

KRUG, C.: Herz und Pericard von Anodonta cell. Schröt. (gelesen im Manuskript).

KUNZE, H.: Zur Topographie und Histologie des Centralnervensystems von Helix pom. Inaug.-Diss. Marburg 1917.

LANCESTER, R.: A Treatise of Zoology. Mollusca Bd. 5. 1906.

LEYDIG, FR.: Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 1. 1865.

—, Über Cyclas cor. Arch. f. anat. Physiol. 1855.

—, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. TROSCHELS Arch. f. Naturgesch. 42. Jahrg. Bd. 1. 1876.

—, Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

LOISEL, G.: Les cartilagineux des Moll. Journ. de l'Anatomie et Physiol. 1893.

—, Sur l'appareil musculaire de la radula chez les Hélix. Journ. de l'Anat. et Physiol. 1892.

MANGOLD, E.: Untersuchungen über d. Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Arthropoden. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 5. 1905. S. 135.

MARCEAU, F.: Etudes sur la structure du coeur chez les Mollusques. Arch. Anatom. microscop. Tome 7 p. 495—588. 1905.

MARGO, TH.: Über die Muskelfasern der Mollusken. Wiener Sitzungsber. Bd. 39. 1860.

MEISENHEIMER, J.: Untersuchungen über die Entwicklung von Limax. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1896. Bd. LXIII. 1898.

—, Die Weinbergschnecke. Leipzig 1912.

MERKEL-BONNET: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. 10. 1900.

MERTON, H.: Quergestreifte Fasern bei den Gastropoden. Zool. Anz. Bd. 37. 1911

—, Quer- und spiralgestreifte Muskelfasern bei Pulmonaten. Sitzungsber. der Heidelberger Akad. d. Wissenschaften 1918. Heidelberg.

MOYNIER DE VILLEPOIX: Recherches sur la formation et l'acroissement de la coquille des Mollusques. Journ. de l'Anat. et Physiol. Bd. 28. 1893.

MÜLLER, F.: Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Inaug.-Diss. Breslau 1885.

NAEF, A.: Die Organogenese des Cölomsystems. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XLV. 1909.

NATHUSIUS-KÖNIGSBORN: Untersuchungen über nicht celluläre Organismen. Berlin 1877.

NOLD, R.: Das Gefäßsystem von Helix pom. (im Manuskript gelesen).

PARAVICINI, G.: Nota istologica sull' inserzione del muscolo columellare nell Helix pom. Atti. della Sc. Ital. di. Sc. Nat. Milano 1898.

—, Nota sulla rigenerazione della conchiglia di alcuni gastropodi polmonati. Atti. Soc. ital. Sc. nat. Mus. civ. St. nat. Milano V. 38. 1899.

PAWLOW: Wie die Muschel ihre Schale öffnet. Arch. Physiol. PFLÜGER. Bd. 37. 1885.

PERRIER, E.: Traité de Zoologie 1897.

PÖTZSCH, O.: Über die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 20. 1904.

RASSBACH, R.: Zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration bei Anodonta cell. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. CIII. 1912.

SCHMIDT, O.: Über die Entwicklung von Cyclas calyculata. Arch. f. anat. Physiol. 1854. p. 428—38.

SCHMIDT, W. J.: Über die Beziehung der glatten Muskelzellen in der Haut vom Laubfrosch zum Epithel. Anat. Anz. Bd. 51. 1918.

SCHMALZ, E.: Zur Morphologie des Nervensystems von Helix pom. L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXI. 1914.

SEMPER, C.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 9. 1858.

SIEBERT, W.: Das Körperepithel von Anodonta cell. Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVI. 1913.

SIMROTH H.: Mollusken. BRONNS Klassen und Ordnungen 1896—1909.

SIMROTH, H.: Die Tätigkeit der willkürlichen Muskeln unserer Landschnecken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. Suppl. p. 166.

SNETHLAGE, E.: Über die Frage des Muskelansatzes und der Herkunft der Muskulatur bei den Arthropoden. Zool. Jahrb. 1905.

SCHRÖDER, A., Beiträge zur Histologie des Mantels von Calyculina (Cyclas) lacustris Müll. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.

STAMM, H. R.: Über die Muskelinsertion an dem Chitin bei den Arthropoden. Anat. Anz. Bd. 34. 1909, S. 37. 1910.

STEMPEL, W.: Über die Bildungsweise und das Wachstum bei Muschel- und Schneckenschalen. Biol. Zentralbl. Bd. 20. Leipzig 1900.

TÖNNIGES u. OTTO: Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX. 1905.

TECHOW, G.: Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei Gastropoden. Arch. f. Entwickl. Mech. Bd. 31. Heft 2. 1910.

—, Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden. Arch. f. Entwickl. Mech. Bd. 31. 1911.

TÖRNE, O.: Untersuchungen über die Insertion der Muskeln am Chitinskelett bei Insekten. Naturf. Ges. bei d. Univ. Jurjeff (Dorpat) 1911.

TRAPPMANN, W.: Die Muskulatur von Helix pom. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXV. 1916.

TULLBERG, F.: Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kgl. Svensk. Vetensk. Acad. Handl. XIX.
VERWORN M.: Allgem. Physiologie 1901.
VOGT u. YUNG: Lehrbuch der prakt. vergl. Anatomie Braunschweig. 1888.
WETEKAMP, FR.: Bindegewebe und Histologie der Gefäßbahnen bei Anodonta cell. Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 112. 1915.

Erläuterung der Abkürzungen auf den Textfiguren.

ans.pl, Ansatzplatte;
bg, Bindegewebe;
bgk, Bindegewebskern;
bgz, Bindegewebszelle;
bk, Blutkörper;
col, Kolumella;
da, Darm;
di, diaphragma;
e.f, elastische Faser;
eff, Effektor;
endot, Endothel;
ep, Epithel;
es, Schleimzelle;
ew, Eiweißdrüse,
fd, Fußdrüse;
fl, Flagellum;
fn, Förderungsnerv;
ft, Fett;
he, helle Schicht;
hn, Hemmungsnerv;
if.bg, interfascikuläres Bindegewebe;
ka, Kalk;
lac, Lacune;
l.b, Langersche Blase;
lpf, Liebespfeilsack;
ltr, Lungentrabek;
ma, Magen;
mc, Circulärmuskel;
m.d, m. dorsales;
m.do, m. dorsoventrales;
m.d.tr, m. diagonales transversales:
mfk, Muskelfaserkern;
mfi, Muskelfibrille;
mhep, Mantelhaftepithel;
mk, Muskelkern;
mtr, Transversalmuskel;
n, Nerv;
nucl, Nucleolus;
nendb, Nervenendbäumchen;
per, Periostrakum;
pm, Perlmutterschicht;
pe, Penis;
py, Perimysium;
pyk, Perimysiumskern;
retr.tent, Tentakelmuskel;
retr.phar, Pharynxmuskel;
sarc, Sarcoplasma-Achse;
sch, Schale;
st.nf, Stammnervenfaser;
ut, Uterus;
zw, Zwitterdrüse;
zwg, Zwittergang;
w, Wanderzelle.

Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates einiger Spinnen.

Von

Alfred Osterloh.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 42 Figuren im Text und 1 Tabelle.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Die die Kopulationsorgane der Spinnen behandelnde Literatur betrachtet diese in der Hauptsache vom systematisch-morphologischen Standpunkte und hat die physiologische Identifizierung der einzelnen Organteile nur zum kleinen Teile versucht. Zu einer genaueren Kenntnis des Kopulationsapparates und namentlich seiner Funktion ist man infolgedessen nicht gekommen. Es war daher für mich eine dankbare Aufgabe, diesen genauer zu untersuchen. Und ich unterzog mich

dieser Aufgabe um so lieber, als ich an meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. MEISENHEIMER, einen verständnisvollen Berater zur Seite hatte. Es ist mir ein Bedürfnis Herrn Prof. Dr. MEISENHEIMER für das meiner Arbeit gezeigte Interesse und seine wertvollen Ratschläge an dieser Stelle herzlichst zu danken.

Vorausschicken möchte ich, daß die vorliegende Arbeit ursprünglich größer angelegt wurde, später aber infolge des herrschenden Papiermangels gekürzt werden mußte. Der biologische Teil namentlich hat sich wesentliche Kürzungen gefallen lassen müssen, ich glaube aber kaum, daß dadurch für die Arbeit als Ganzes ein Schaden erwachsen ist.

Untersucht habe ich nachstehende vier Arten: eine *Theridiide* (Baldachinspinne): *Linyphia triangularis* Cl., eine *Agalenide* (Trichterspinne): *Agalena similis* Keys., eine *Lycoside* (Laufspinne): *Lycosa amentata* Cl. und eine *Epeiride* (Radnetzspinne): *Meta segmentata* Cl.

Material und Methode.

Die Lycosiden werden im April und Mai, die übrigen Arten im August und September geschlechtsreif angetroffen.

Einen Teil des Materials konservierte ich in der Kälte mit Formol-Alkohol-Eisessig oder ZENKERscher Lösung, auf einen anderen Teil ließ ich dieselben Reagentien in nahezu kochendem Zustande einwirken, und den Rest endlich hob ich für biologische Experimente auf. Über die der biologischen Untersuchung dienenden Exemplare werde ich im biologischen Teile noch einiges zu sagen haben.

Durch Anwendung von nahezu kochenden Konservierungsmitteln gelang es mir, beim männlichen Taster einen Zustand zu erhalten, der dem des Kopulazustandes außerordentlich ähnlich ist. Die Tasterblase schwillt an, die einzelnen Teile des Begattungsapparates werden von einander gelockert, und der ganze Apparat wird übersichtlicher. Dieser Pseudokopulationszustand war mir bei der Untersuchung von großem Nutzen, konnte ich ihn doch bei jeder männlichen Spinne durch Übergießen mit heißer Konservierungsflüssigkeit leicht ohne Umstände erreichen.

Um aber einen reellen Kopulazustand zu erreichen, übergoß ich kopulierende Spinnen im Augenblick der Tasterblasenanschwellung mit kochenedem Formol-Alkohol-Eisessig. Bei *Lycosa* war es verhältnismäßig leicht, Tiere während der Kopula zu konservieren und in diesem Zustande zu erhalten. Nach geschehener Fixierung schnitt ich vorsichtig mit der Schere den eingeführten Taster vom übrigen Körper des Männchens ab, so daß dieser an der Epigyne des Weibchens haften blieb. Ungleich schwerer war es, aneinanderhaftende Pärchen von *Agalena* zu erhalten. Da diese Art nur auf ihrem Trichtergewebe kopuliert, ist beim Herabnehmen vom Gewebe nach der Fixierung sehr große Vorsicht zu beobachten, damit sich die Tiere nicht im Netz verfitzen. Auch hier schnitt ich den Taster vom Körper ab, da es sonst unmöglich war, Männchen und Weibchen zusammenhaftend aus dem Versuchsglas herauszubugsieren. Von *Linyphia* und *Meta* habe ich kein aneinanderhaftendes Pärchen erhalten können. Jedoch habe ich mehrere Exemplare während der Kopula konserviert.

Zur Darstellung des männlichen Tasters im Kopulazustand habe ich stets nur den wirklichen durch Konservierung während der Begattung erzielten Kopulazustand verwandt.

Recht schwierig war es, brauchbare Schnitte anzufertigen, außerdem schwammen die mühsam hergestellten Schnitte beim Färben häufig fort, obwohl ich mit Eiweißglyzerin nicht gespart hatte. Zunächst benutzte ich beim Schneiden möglichst frisch gehäutete Exemplare. Diese konnten mir aber allein nicht genügen, weil die Männchen in ihrem Taster und die Weibchen in ihren Receptaculis noch kein Sperma haben und außerdem sich Hypodermis und Drüsen noch in jugendlichem Zustande befinden. Und die älteren Exemplare ließen sich mitunter recht schlecht schneiden. Gleichwohl erzielte ich auch hier schließlich brauchbare Serien.

Um nun ein Splittern möglichst zu vermeiden, erweichte ich die betreffenden Objekte je nach ihrer Härte 3—21 Tage in Seifenspiritus. An Stelle von Xylol war es ratsam, Chloroform oder Zedernholzöl zu verwenden, welche das Chitin weniger spröde machen. Weitergehend benutzte ich drei verschiedene Einbettungsmethoden:

1. die gebräuchliche Paraffinmethode, welche aber nicht sonderlich geeignet ist,

2. die Nelkenöl-Kollodiummethode, mit welcher ich beim männlichen Taster die besten Erfolge erzielte,

3. die kombinierte Paraffin-Zelloidinmethode, welche gute Resultate bei den sehr harten weiblichen Receptaculis lieferte.

Alle Serien stellte ich her, indem ich jeweils auf den Block Mastix-Kollodium strich, auch ein Prophylaktikum, und wohl das Beste, gegen das Splittern. Sodann überzog ich die getrockneten Schnitte auf dem Objektträger mit dünner Photoxylinlösung und färbte nun, ohne das Paraffin wegzulösen. Beides sind Vorsichtsmaßregeln gegen das Wegschwimmen einzelner Chitinteile. Zu beachten ist, daß man das Photoxylin in 100% Alkohol härten muß, bevor man färben kann, ferner hat das Photoxylin die Eigenschaft sich im Delafieldschen Hämatoxylin mitzufärben. In 100% Alkobol gibt es aber die Farbe wieder her. Als Gegenfarbe verwandte ich Eosin oder Orange. Zweckmäßig war zum Lösen des Paraffins die Benutzung von Karbolxylol, weil dieses durch Wasser nicht angegriffen wird. Und zwischen Objektträger und Photoxylinschicht bleiben mitunter Spuren von Wasser zurück, welche gewöhnliches Xylol bald unbrauchbar machen. Mein Verfahren mag ein wenig umständlich sein, aber es brachte mir die gewünschten Resultate.

Systematische Werke haben wir, wie ich schon eingangs erwähnte, eine ganze Reihe, darunter auch solche, in denen sich für die Bestimmung brauchbare Abbildungen finden. Ich erinnere nur an Bösenberg (1903) und Emerton (1882, 1884 und 1890). Menge (1843 und 1866—78) ist der erste gewesen, der eine Analysierung namentlich des männlichen Apparates versucht hat. Trotz der infolge ihrer Winzigkeit undeutlichen Abbildungen wird man diesen Arbeiten einen gewissen historischen Wert nicht absprechen können, haben doch alle nachfolgenden Autoren mehr oder weniger darauf aufgebaut. Der männliche Apparat ist in neuerer Zeit in drei Arbeiten behandelt worden (Comstock [1910] und Szombathy [1913 und 1915]). Leider sind mir diese nicht zugänglich gewesen, und die Abhandlung von Comstock kenne ich nur durch ein Referat des

zoologischen Jahresberichtes. Das weibliche Begattungsorgan ist uns dagegen genauer bekannt, an entsprechender Stelle werde ich darauf zurückzukommen haben. Nirgends findet sich aber ein Inbeziehungsetzen zwischen männlichen und weiblichen Organen, wenn man BERTKAU (1894) und DAHL (1902) nicht als Versuche hierzu auffassen will. Und endgültig einmal die Korrelationen zwischen Männchen und Weibchen festzusetzen, soll eins der Ziele vorliegender Arbeit sein.

A. 1. Morphologie des männlichen Apparates.

Man wird sagen können, daß *Filistata* (COMSTOCK [1910]), *Segestria* (LEBERT [1876] und BERTKAU [1884]) und *Sycotodes* am einfachsten gebaute männliche Kopulationsorgane besitzen.

Auf dem letzten Tastergliede sitzt seitlich (*Segestria*) ein birnenförmiges in eine geschwungene Spitze ausgezogenes Organ (Genitalbulbus). An der Spitze endet der Spermakanal (von BERTKAU Spermophor genannt), der im Inneren des birnenförmigen Bulbus $2\,^1/_2$—3 Windungen macht. Dieser Kanal beginnt also mit großem Lumen in der Nähe der Basis des letzten Tastergliedes und verjüngt sich nach der Spitze des birnenförmigen Organs zu. Auch histologisch haben wir hier noch einfache Verhältnisse, ich komme darauf im histologischen Teile noch zurück.

Letzten Endes müssen wir aber den Begattungsapparat auf noch einfachere Verhältnisse zurückführen können, wir müssen ihn schließlich mit dem einfachen, nicht modifizierten Taster in Beziehung setzen. Und hier weist uns WAGNER (1886)[1] einen Weg. Gestützt auf ontogenetische Untersuchungen glaubt er, daß eine Vertiefung des Metatarsus ursprünglich Kopulationsfunktionen übernahm. Ferner soll sich der Metatarsus dann weiter differenziert haben und schließlich der heutige Begattungsapparat daraus geworden sein. Die Gelenkhaut zwischen Tarsus und Metatarsus hat sich zu einer Blase umgestaltet (Hämatodocha oder birnenförmiges Organ der *Segestria*), die Gelenkgrube des Tarsus zum Alveolus. Wie aber sonst im einzelnen der komplizierte Apparat entstanden ist, darüber sind wir zurzeit noch völlig im unklaren.

An die Spitze der morphologischen Betrachtung stelle ich absichtlich den kompliziertesten Apparat, den von

Linyphia triangularis Cl.

Bei der Beschreibung habe ich die bisher geübte Methode verlassen. Die mir bekannten Abbildungen (MENGE [1843 und 1866—78], LEBERT

[1] Die Arbeit selbst war mir nicht zugänglich, ein Referat findet sich im Zoologischen Jahresbericht von 1886 und in WESTBERG (1900).

[1876] und Bösenberg [1903]) geben den Taster sämtlich im Ruhezustand (Fig. 1). Dies scheint mir auch der Grund zu sein, weshalb man bisher nicht zu einer sicheren Deutung der allgemeinen morphologischen Verhältnisse gekommen ist, ganz zu schweigen von der physiologischen Deutung der einzelnen Teile des komplizierten Apparates. Selbst, wenn die Zeichnungen vorgenannter Autoren klarer wären, könnte sich doch niemand aus dem Gewirr der im Ruhezustand ineinander geschobenen Organteile ein Bild machen.

Literatur über den Tasterapparat von *Linyphia triangularis* bieten nur Menge (1843 und 1866—78) und Lebert (1874 und 1876). Die Darstellung der beiden Autoren ist aber zu einem großen Teil unrichtig, ich will daher eine genauere Inhaltsangabe der vier Arbeiten unterlassen und muß es mir auch versagen, auf die von Menge und Wagner (1866) eingeführte Nomenklatur einzugehen. Soweit sie sich rechtfertigen läßt, behielt ich sie bei. Andererseits habe ich allerdings auch neue Bezeichnungen in Anwendung bringen müssen.

Vorausschicken möchte ich, daß ich meine Untersuchungen jeweils an einem rechten Taster durchgeführt habe. Ich nehme bei der Beschreibung an, daß der Taster gerade nach vorn ausgestreckt ist. Die Wölbung des Schiffchens zeigt also dorsalwärts, der Alveolus dagegen ventralwärts. Was nun den dem Schiffchen aufsitzenden Begattungsapparat anlangt, so läßt sich dieser seiner Lage im Raume nach nicht in den Begriff bestimmter Ebenen pressen, da der Apparat je nach der Intensität der Hämatodochaanschwellung bald mehr nach dieser, bald nach jener Seite gedreht erscheint. Als einzigen festen Punkt habe ich das Schiffchen, und als Lagebeziehungen des Kopulationsapparates selbst kann ich nur die Ausdrücke »basal-« und »apikalwärts« anwenden. Ferner muß ich noch zwei Ausdrücke benutzen: »extrors« und »intrors«. Unter letzterem verstehe ich alle die Teile des Apparates, welche im ausgestreckten Zustande des Tasters nach dem Binnenraum zwischen den beiden Tastern, also medianwärts (von der Spinne aus) zeigen. Die extrorse Seite ist dann die entgegengesetzte, nach außen gerichtete Partie.

Der eigentliche männliche Kopulationsapparat sämtlicher Spinnen findet sich ausschließlich am letzten Tasterglied, die vorhergehenden Glieder gewinnen nur ausnahmsweise eine sekundäre Bedeutung, indem sie bei der Kopula irgendeine Haltefunktion ausüben können.

Der Kopulationsapparat (Clava) besteht also aus fünf Hauptteilen:

1. dem Schiffchen (Cymbium),
2. der Tasterblase (Haematodocha),

3. der Basalschale (Patina basalis) mit Schalenkapselblase (Haematodochula),

4. der Spermakanalkapsel, kurz Kapsel (Capsula) genannt, und

5. dem eigentlichen Überträger (Stema) mit Anhangsgebilden.

Dazu treten noch Nebengebilde (Retinacula, Retinula als Halter). Den zweiten und dritten Hauptteil müssen wir, wie wir später sehen werden, vielleicht zusammenfassen. Der leichteren Übersicht halber wollen wir aber zunächst hier fünf Hauptteile beibehalten.

Das Schiffchen (Cymbium) (Figg. 1—3*c*) entspricht dem Tarsus des Spinnenbeines. Bei sämtlichen Spinnen dient es als Grundlage für den Tastapparat und nimmt dessen Basis im Ruhezustand auf. Wie alle Extremitätenteile ist es behaart, auf der Ventralseite jedoch nur ganz wenig, am stärksten an den Rändern. Krallen trägt das Cymbium am distalen Ende bei *Linyphia* nicht. Wie schon der Name besagt, hat es die Gestalt eines kleinen Kahnes, etwa eines Grönländerbootes. Betrachten wir es von der Ventralseite (Fig. 2), so finden wir nach Entfernung aller übrigen Teile des Kopulationsapparates im proximalen Teile des Schiffchens ein ziemlich rundes durch stärkeres Chitin versteiftes Loch. Wenden wir also das Bild vom Grönländerboot hier an, so würde dieses Loch der Öffnung entsprechen, durch welche der im Boote Sitzende mit dem Oberkörper herausragt. Man nennt diese Öffnung Alveolus (*a*) und hielt sie früher für eine beckenförmige Vertiefung. Im Ruhezustand legt sich nämlich ein stärker chitinisierter Teil der Tasterblase über die Öffnung, so daß hier ein Becken vorgetäuscht wird.

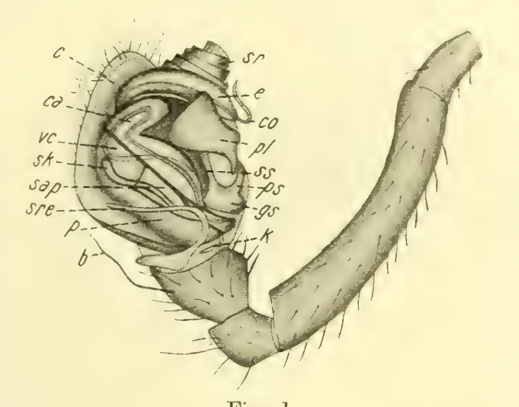


Fig. 1.
Linyphia triang. ♂ rechter Taster im Ruhezustand von der extrorsen Seite. Vergr.: 14.

Der intrors gelegene Rand des Schiffchens wie des Alveolus scheint nur wenig und ziemlich gleichmäßig gebogen, der extrorse Rand dagegen biegt schon kurz hinter der Schiffchenbasis scharf nach außen und wendet sich dann, eine leichte Einbuchtung bildend, distalwärts. Ein Vergleich mit Fig. 1, welche den Taster im Ruhezustand wiedergibt, läßt uns die scharfe Ausbuchtung des Schiffchenrandes verstehen.

Sie ist nötig, sollen die sich auch etwas vorbuchtenden Chitinteile des Übertragungsapparates im Ruhezustand vom Schiffchen aufgenommen werden. Nach völliger Loslösung des Schiffchens vom übrigen Taster würde sich an der Schiffchenbasis natürlich noch ein zweites Loch befinden, durch welches sich das Tasterlumen (Lacuna tarsi Wagners) in die Tibia, und von da durch den Taster in den Körper fortsetzt. Nach der anderen Seite führt das Tasterlumen durch den Alveolus in die Übertragungsorgane. Die Tibia zeichnet sich bei *Linyphia* dadurch

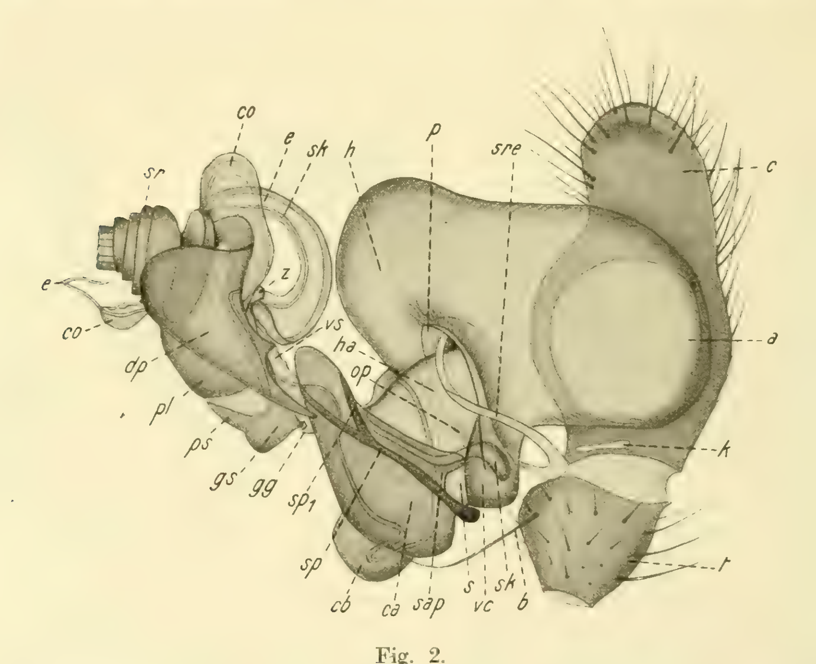


Fig. 2.

Linyphia triang. ♂ Kopulationsapparat des rechten Tasters von der Ventralseite (Kopulazustand). Vergr.: 58.

aus, das sich neben sonst gleichmäßiger Behaarung auf der extrorsen Seite eine besonders starke Borste (*b*) findet. Diese Borste scheint bei der Kopula eine gewisse Bedeutung zu haben, insofern sie eine zu große Entfernung des Übertragungsorganes vom Schiffchen, oder wenn man so sagen will, ein Überspannen der Hämatodocha teilweise verhindern hilft. Ihre Wirksamkeit ist damit nicht erschöpft, infolge ihrer Federkraft ist sie vielleicht auch noch imstande bei der Zurückführung des Begattungsorganes in den Ruhezustand mitzuwirken. Zur vollen Würdigung dieses Prozesses können wir aber erst später kommen, wenn wir auch den Apparat der anderen Arten kennen.

Ich will nun hier darauf hinweisen, daß ich einen grundsätzlichen Unterschied mache zwischen Haltern, Haken usw., welche wie die genannte Borste, ausschließlich irgendwo im Tasterapparat eingreifen und zur Verfestigung desselben beitragen, und Haltern, welche sich an der weiblichen Epigyne befestigen. Menge nennt beide Retinacula. Ich führe aber für die ersteren den Namen »Retinulum« ein und wende die Bezeichnung »Retinaculum« nur für Haken an, welche mit der Epigyne in irgendeine Beziehung treten.

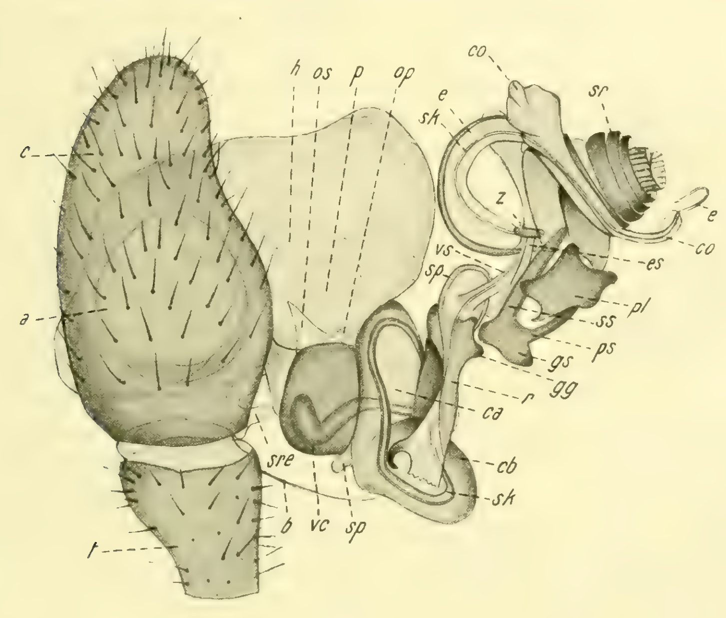


Fig. 3.

Linyphia triang. ♂ Kopulationsapparat des rechten Tasters von der Dorsalseite (Kopulazustand). Vergr.: 58.

Unsere oben genannte Borste können wir mit gutem Rechte als borstenförmiges Retinulum bezeichnen. Ein zweites, andersartiges Retinulum inseriert bei *Linyphia* (Figg. 1 und 2 *sre*) extrors an der Schiffchenbasis neben einem länglichen knopfartigen Vorsprung (*k*), dessen Verwendung mir nicht klar ist. Menge nannte es Nebenschiffchen, ich nenne es also Retinulum und zwar speziell Schiffchenretinulum. Es besteht aus einem ungefähr länglich oval geformten Grundteil, der in einen distalwärts, also nach vorn gebogenen, äußerst elastischen und widerstandsfähigen Chitinfortsatz übergeht. Dieser ist anfangs stärker, wird aber am Ende blattartig dünn. Der Grundteil

des Retinulums inseriert am Schiffchen und zwar an einer Stelle, wo sich neben dem knopfartigen Vorsprung eine Chitinmembran befindet, welche bedeutend dünner als das übrige Schiffchenchitin ist. Diese Membran ist die Gelenkhaut, dient dann aber auch dazu, das Retinulum während der Kopula in die entsprechende Lage zu bringen. Wir werden hören, daß der Blutdruck bei der Begattung eine bedeutende Rolle spielt, und daß er große Blasen prall zu machen vermag. Er wird dann auch die Gelenkhaut, an der das Schiffchenretinulum teilweise inseriert, schwellen und so das Retinulum in beschränktem Maße bewegen können. Und schon ein Blick auf Fig. 1 und 2 zeigt uns ja, daß die Lage des Retinulums im Kopulastadium ein wenig von der des Ruhezustandes verschieden ist. Im Ruhezustand liegt es frei neben den übrigen Organteilen, während der Kopula dagegen greift es an einer bestimmten Stelle der distal sich anschließenden Basalschale ein und wirkt so als ein typisches Retinulum.

Nun zurück zum Schiffchen. Wir hatten von dem versteiften Rand des Alveolus gesprochen. An diesem inseriert als zweiter Hauptbestandteil die Hämatodocha (Fig. 2 und 3*h*) derart, daß sich das Lumen des Schiffchens in vollem Umfange in diese fortsetzt. Die Hämatodocha ist eine sehr dünne, aber feste Membran von schlauchförmiger Gestalt, welche distalwärts an der weiter unten zu besprechenden Basalschale inseriert und von dieser wie von einem Ring gespannt gehalten wird. Durch Blutdruck kann dieser Schlauch blasenförmig stark aufgetrieben werden, und zwar in einer sehr eigentümlichen Weise. Man stelle sich die Hämatodocha im Normalzustand spiralig eingerollt wie einen zusammengedrehten Schlauch vor. Strömt nun Blut unter Druck ein, so muß er sich entgegengesetzt spiralig aufrollen. Im Ruhezustand ist die Hämatodocha zusammengedreht und ganz unscheinbar (Fig. 1) und ist teilweise in Fältchen gelegt, die auch im Kopulazustand noch als feine Streifen bemerkbar sind.

Bevor ich nun die Insertion der Hämatodocha an der Basalschale beschreibe, muß ich erst auf diese näher eingehen.

Die Basalschale (Patina basalis) (Fig. 1—3*p* und 4) erscheint uns etwa in der Gestalt einer Mulde von bohnenförmiger Gestalt, und zwar sind die Lagebeziehungen im Kopulazustand im allgemeinen so, daß die Einbuchtung der Bohne dorsalwärts zeigt. Zunächst also einmal die Lage im Kopulazustand: der gesamte Begattungsapparat ist extrors gerichtet, also auch die Patina. Letztere setzt sich aber nicht etwa einfach seitlich an die Hämatodocha, an, sondern ist proximal verschoben, so daß sie von der distalen Seite her von der Hämato-

docha überragt wird. Im übrigen liegt sie nahezu parallel zum Schiffchen und ist in der Längsrichtung gleich orientiert. Der Rand der Basalschale ist verdickt, aber nicht gleichmäßig. Proximal (ich spreche immer noch von der Lage im Kopulazustand) ist das Chitin besonders stark und erhebt sich über den Patinarand, so einen Chitinwall (Vallum chitinosum) (Figg. 1—4 *vc*) bildend, der die ganze proximale Hälfte einnimmt und auf der ventralen Seite weit distalwärts reicht. Dieser Wall dient in erster Linie dazu, dem hier bei *fs* (Fig. 4) endigenden Spermakanal einen festen Haftpunkt zu geben, andererseits beginnt an dessen freiem Rande eine schlauchförmige, in ihrer Struktur der Hämatodocha durchaus ähnliche, aber kleinere Membran, die Hämatodochula (Figg. 2 und 4 *ha*). Sie inseriert also fast gänzlich am Chitinwall, nur distal ist sie ein kleines Stück vom Chitinwall unabhängig. Dort ist dann aber der Boden der Schale stärker chitinisiert, so daß auch hier die Membran einen festen Halt gewinnt. Sie bildet auch wieder einen vollkommen geschlossenen Schlauch, der in später noch näher zu beschreibender Weise an der Spermakanalkapsel inseriert.

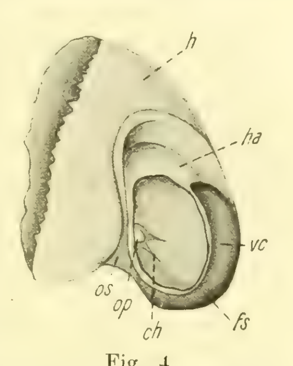


Fig. 4.
Linyphia triang. Basalschale des ♂ rechten Tasters von der Apikalseite. Vergr.: 58.

Die Patina ist nun keineswegs einfach ein Ring, sondern sie besitzt auch einen Boden, der allerdings an einer bestimmten Stelle, dort wo der Chitinwall dorsal endigt, durchbohrt ist und ein durch ein eigenartiges kleines Chitinstück versteiftes Orificium patinae[1] (Figg. 2 bis 4 *op*) bildet. Das Orificium stellt die einzige Kommunikation zwischen Hämatodocha und Hämatodochula her. Am äußeren Rande setzt sich in der Nähe des Orificiums ein kleines ungefähr dreieckiges, leicht rinnenförmig gebogenes Chitinstück (*os*) an, das man als eine lokale Verdickung des Hämatodochachitins auffassen muß. Dieses Chitinstück hat nun hier offenbar die Funktion, zu verhindern, daß sich die Hämatodocha vor das Orificium lege und dieses verstopfe. Es hält also auch in nicht kopulierendem Zustande die Kommunikationsöffnung stets frei.

Nun komme ich auch endlich dazu, über die Insertionslinie der

[1] Wagner nennt die gleiche Öffnung Orificium haematodochae. Es ist aber doch eigentlich mehr ein Orificium patinae als ein Orifcium haematodochae.

Hämatodocha an der Basalschale Auskunft zu geben. Im allgemeinen schließt sich die Blase direkt am Patinarande an, proximal aber, wo der Chitinwall am mächtigsten ist, findet sich die Insertionslinie am Boden der Mulde.

Die Verbindung zum nächsten Hauptteil bildet die Hämatodochula (*ha*). Als besonderen Hauptteil möchte ich sie nicht ansehen, ist sie doch, wie wir später sehen werden, von der Hämatodocha abzuleiten. Ihre allgemeine Insertionslinie an der Patina hatte ich schon erwähnt, muß aber noch besonders darauf hinweisen, daß die Insertionslinie nicht am ganzen Rand der Patina verläuft, sondern sich vom Chitinwall nicht wesentlich entfernt. Dadurch wird erreicht, daß ein Randstück der Patina von der Hämatodochula freibleibt. Und hier greift im Kopulazustand das Schiffchenretinulum ein (Figg. 2 und 4). Nun werden wir erst die Wirkung dieses Retinulums verstehen. Wie eine Feder spannt es sich gegen die Patina, immer bestrebt, sie in der Ruhelage zurückzuhalten. Und sobald der Blutdruck nachläßt, wird die Basalschale von dem Retinulum zurückgezogen werden. Ob nun freilich das Retinulum in der Lage ist, die Patina vollkommen in den Ruhezustand überzuführen, müssen wir später noch genauer untersuchen. Ganz sicher kommt dem Retinulum aber noch eine zweite Funktion zu, welche wir auch nicht übersehen dürfen. Es hat ein Überspannen der Tasterblase, ein dadurch leicht mögliches Zerreißen derselben zu verhindern und wirkt somit festigend auf die dünne Blase ein.

Hervorgehoben muß ferner werden, daß selbst im Kopulazustand die Hämatodochula durchaus nicht immer so prall von Blutflüssigkeit gefüllt erscheint wie in Fig. 2. Im Ruhestadium liegen Spermakanalkapsel und Basalschale so eng aneinander, daß der Hämatodochulaschlauch gar nicht zu bemerken ist. Eine scharfe Insertionslinie des Schlauches an der Kapsel werden wir nicht finden, hier geht dieser mehr oder weniger undeutlich einfach in das Chitin der Kapsel über. Noch zwei Eigentümlichkeiten der Hämatodochula sind erwähnenswert. Erstens ist sie nicht gleichmäßig in der Länge ausgebildet. Am Chitinwall tritt sie nur als kurzer Schlauch in Erscheinung, wird aber nach der dem Chitinwall entgegengesetzten Seite immer länger. Vgl. hierzu Fig. 2, welche diesen Zustand in klarer Weise demonstriert. Patina und Spermakanalkapsel können so scharnierartig gegeneinander bewegt werden, wobei die Hämatodochula einmal die Stelle einer Gelenkhaut vertritt, dann aber durch ihre vom Blutdruck bedingte Anschwellung den Anstoß zur scharnierartigen Bewegung gibt. Ein festes Scharniergelenk haben wir natürlich hier nicht; denn es ist ein geringer Spielraum

zum seitlichen Ausweichen gegeben. Der Spielraum wird reguliert werden können durch das Schiffchenretinulum, das borstenförmige Retinulum und schließlich durch den stark chitinisierten Samenkanal (*sk*). — Und zweitens ist noch als ein wesentlicher Unterschied zwischen Hämatodocha und Hämatodochula hervorzuheben, daß letztere sich im Ruhezustand nicht spiralig einrollen kann. Eine spiralige Einrollung müßte ja Patina und Spermakanalkapsel zueinander in verschiedene Lagen bringen können. Und das ist nicht der Fall.

Die Spermakanalkapsel (Capsula) (Figg. 2, 3 *ca* und 5) ist ein Gebilde von ziemlich kompliziertem Bau. Wie schon der Name besagt, verläuft in ihr zum größten Teile der Spermakanal (*sk*, von BERTKAU u. a. Spermophor, von WAGNER Receptaculum seminis genannt), der auch die äußeren Formen der Kapsel in hohem Maße bestimmt und gewissermaßen mit seinem festen Chitin das innere Gerüst bildet.

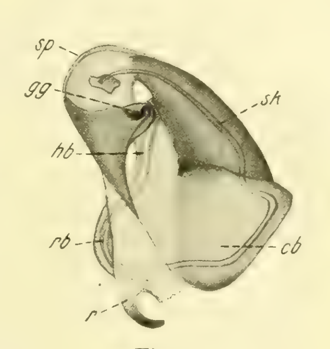


Fig. 5.

Linyphia triang. Spermakanalkapsel des ♂ rechten Tasters von der Apikalseite. Vergr.: 58.

Der am basalen Ende blind geschlossene Kanal ist am Chitinwall der Basalschale befestigt (diese Stelle ist in Fig. 4 mit *fs* bezeichnet, der Kanal ist in Fig. 4 aber entfernt), so daß man ihn nur schwer lospräparieren kann. Wie aus Schnitten gewonnene Bilder dartun, ist die Außenwand der Basalschale und der Kapsel an gewissen Stellen direkt mit der Kanalwandung identisch, so daß man an diesen bestimmten, allerdings nur hie und da auftretenden Stellen den Kanal von der Außenwand nicht trennen kann, ohne diese oder den Kanal zu verletzen. Durch diese feste Verbindung des Kanals, einmal an der Basalschale und dann an der Kapsel, ist einem Losreißen derselben bei der Kopula nach Möglichkeit gesteuert worden. Verfolgen wir einmal zunächst den Lauf des Kanals, so können wir feststellen, daß er vom basalen blinden Ende aus sich spiralig nach der Spitze des Kopulationsapparates windet. Und zwar erscheint er beim rechten Taster stets links gewunden[1], wenn wir von der Basis aus beginnen

[1] Es werden einige Worte darüber am Platze sein, was ich unter »links« gedreht bzw. gewunden verstehe. Wenn ich von der Basis aus beginne und dann den Windungen der betreffenden Spirale folge, so habe ich beim links gewundenen Organ eine im Zentrum gedachte Spindel stets zur Linken und muß mich stets links herum bewegen.

der Windung zu folgen. Dies scheint bei allen Spinnen so zu sein und ist wenigstens im basalen Teil deutlich ausgeprägt. Daß bei einer solchen Anordnung des Kanals die Spermakanalkapsel der Linkswindung folgt, ist dann natürlich weiter nicht wunderbar. Aber wir werden später noch sehen, auch andere Organteile folgen diesem Gesetz. Zurückgreifend möchte ich hier noch einschalten, daß die Hämatodocha im Ruhezustand ebenfalls deutlich linksspiralig zusammengedreht ist.

In einer flachen Linksspirale steigt also der Spermakanal apikalwärts an, wobei er noch verschiedene kleine Biegungen macht. Solche Biegungen variieren aber bei den einzelnen Arten stark und sind für das Verständnis des Apparates prinzipiell ziemlich nebensächlich. Wir wollen sie daher vorläufig außer Acht lassen und den Spermakanal erst einmal in seinem gesamten Verlauf allgemein betrachten, ohne die Morphologie der Kapsel und des Überträgers schon jetzt zu berücksichtigen. Fürs erste mag also die Erkenntnis genügen, daß die Gestalt der Kapsel dem mehrfach gebogenen Verlauf des Spermakanals folgt. Im Inneren der Kapsel macht der Kanal eine reichliche Linksspirale, tritt aus derselben aus und wendet sich, umgeben von einem kleinen Verbindungsschlauch (Fig. 2 und 3 *vs*), dem Endstück des gesamten Kopulationsorgans, dem eigentlichen Spermaübertragungsapparat (Überträger oder Stema) zu. Hier wird der Kanal von einem blattartigdünnen, ebenfalls wieder apikalwärts linksspiralig ansteigendem Organ aufgenommen, welches wir seiner Funktion nach als Eindringer oder Embolus (*e*) bezeichnen. An der Spitze dieses Embolus endet der Kanal und führt nach außen.

Wir müssen uns noch etwas eingehender mit den Biegungen des Kanals im Bereiche der Kapsel beschäftigen, weil diese für die Gestalt derselben bestimmend sind. Ein Blick auf Fig. 5 belehrt uns, daß der linksspiralige Verlauf des Kanals durch die Biegungen nicht beeinträchtigt, sondern eher noch unterstrichen wird. Innerhalb der Kapsel also können wir vier verschiedene Biegungen wahrnehmen. Zunächst basal begonnen, haben wir einen großen etwa hufeisenförmigen Kanalbogen (Fig. 5 *hb*), welcher noch in der Basalschale beginnt und apikalwärts nach der Kapselwand zieht, wo er fest verankert ist. Daran schließt sich eine zweite ebenfalls wieder hufeisenförmige Kanalbiegung an, welche ich zum Unterschied Retinaculumbogen (*rb*) nennen will, weil sich im Ruhezustand ein der Kapsel seitlich ansitzendes Retinaculum (*r*) darüber legt. Die nächste Biegung fällt aus der bisher sanft spiralig ansteigeneden Ebene heraus und steht fast senkrecht zu dieser.

Daher kommt sie in eine bulböse Vortreibung (*cb*) der Kapsel zu liegen. Und schließlich folgt als letzte Kanalkrümmung ein langgestreckter Bogen, welcher dann aus der Kapsel heraus führt und den Spermakanal in den Verbindungsschlauch leitet.

Bei der Besprechung der Kapsel können wir uns völlig an die oben erwähnten Kanalbiegungen anschließen. Im Bereiche des Hufeisen- und Retinaculumbogens haben wir im allgemeinen schwächeres Chitin, welches erst durch das feste Chitin des Kanals gespannt wird. Nur im basalen Teile der dem Hufeisenbogen zugehörenden Kapselwandung ist das Chitin verdickt und bildet eine längliche Platte, die ich aus später ersichtlichem Grunde Sattelplatte (*sap*) nennen will. Ihre allgemeine Form ist in Fig. 2 gut zu übersehen. Apikal wird sie von zwei auseinander hervorgehenden Spangen (*sp* und *sp*[1]) und basal von der sich daran ansetzenden Hämatodochula begrenzt. Es ist schon früher erwähnt worden, das die Hämatodochula im übrigen ganz allmählich in das Chitin der Kapsel übergeht, nur an der Sattelplatte findet sich also eine scharfe Insertionslinie. Im Ruhezustand bedeckt die Sattelplatte den nicht vom Chitinwall eingenommenen extrorsen Teil der Basalschale und wirkt so verfalzend (Fig. 1).

Es setzt sich der Kanal in eigentümlicher und bereits angedeuteter Weise in der bulbösen Vortreibung fort, welche ebenfalls schwach chitinisiert erscheint und nur auf der im Ruhezustand extrors gerichteten Seite stärkeres Chitin zeigt. Der nun folgende und dem langgestreckten Kanalbogen zugehörende Teil der Kapselwandung ist allseitig stark chitinisiert und von etwa schlauchförmiger Gestalt. Auch dieser Teil ist im Ruhezustand extrors gerichtet; es entspricht daher die stärkere Chitinisierung wohl nur einem vermehrten Schutzbedürfnis. Die schwächer chitinisierten Teile des Hufeisen- und Retinaculumbogens und der blasigen Vortreibung zeigen introrss und werden außerdem von Teilen des Überträgers bedeckt, für welche sie daher gewissermaßen ein elastisches Polster bilden.

Endlich wäre noch zu bemerken: der Chitinwall der Patina legt sich teilweise nicht nur im Ruhestadium, sondern auch in der Kopula in eine rinnen- oder muldenförmige Vertiefung der Kanalkapsel und bildet so eine Verfalzung. Ich nenne diese Vertiefung Sattel (Fig. 2). Sie ist im Kopulazustand ventral-proximal gelegen (im Ruhezustand dagegen extrors), beginnt an der Basis der Kanalkapsel, wo die eine der beiden auseinander hervorgehenden Spangen (*sp*) mit einer knopfartigen Anschwellung ihren Ursprung nimmt, und reicht bis zur Sattelplatte. Die sattelartige Vertiefung besteht aus derbem

Chitin, geht aber basal einfach in das membranöse Chitin der Hämatodochula über.

Das bereits früher erwähnte Retinaculum (Fig. 3 und 5 *r*) sitzt seitlich am apikalen Teile der Kapsel und ist im Ruhezustand introrS gelegen. Das Retinaculum selbst besteht aus einem derb chitinisierten spitzpyramidenförmigen Chitinstück und einem daran anschließenden etwa dreieckigen dünnen Plättchen, welches mit einem stark chitinisierten Haken versehen ist. Letzteres zeigt eine feine Längsstreifung und an dem nicht vom Haken eingenommenen Teile sehr feine Zacken.

Der pyramidenförmige Teil weist einige Komplikationen auf, insofern die bereits bei der Kapsel erwähnten beiden Spangen sich bis zu diesem Stück fortsetzen und so das membranöse Verbindungsstück zwischen Kapsel und Retinaculum versteifen. Dadurch ist gleichzeitig eine geringe passive Beweglichkeit des Retinaculums ermöglicht. An der Basis zeigt das pyramidenförmige Chitinstück introrS eine von der kleineren Spange (sp_1) erreichte Gelenkgrube (Figg. 3 und 5 *gg*). Es ist dies nicht einfach eine Grube, sondern entspricht eher einem Chitinknopf, in dem erst sekundär eine Grube eingesenkt ist.

Wir wenden uns nun dem fünften Hauptteil, den eigentlichen Übertragungsorganen zu. Die Verhältnisse sind bei *Linyphia* allerdings außerordentlich kompliziert, gleichwohl aber äußerst interessant.

Der eigentliche Überträger oder das Stema (Figg. 2, 3 und 6) ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden gestaltet, immerhin ist er durch das Vorhandensein bestimmter Organteile charakterisiert, deren typischster der Eindringer (Embolus) ist. Meist findet sich auch ein Stützapparat, welcher einerseits den Embolus trägt und andererseits Anschluß an die Spermakanalkapsel gewinnt. Auch eine Deckplatte können wir oft beobachten. Dazu treten noch weitere Gebilde, welche bei den einzelnen Arten verschiedene Ausbildung und Funktion erfahren.

Dem Stützapparat, mit dem wir uns zunächst beschäftigen wollen, kommt keineswegs eine allgemeine Bedeutung zu, bisweilen ist er sogar stark rückgebildet. Das Ursprüngliche ist ja wohl, daß der Embolus mehr oder weniger direkt aus der Kanalkapsel hervorgeht. Erst sekundär kann ein Stützapparat ausgebildet worden sein, welcher dann auch eine höhere Ausbildung der Gelenkigkeit ermöglichte.

Bei *Linyphia* erscheint der Stützapparat aus drei derbchitinisierten Stäben (*es*, *ps* und *ss*) zusammengesetzt, welche von einer gemeinsamen quergestellten und kürzeren Chitinspange, Gelenkspange (*gs*), aus-

gehen. Die drei Chitinstäbe sind durch membranöses Chitin verbunden und stehen zueinander etwa in der Form eines umgekehrten Dreifußes, wobei die Gelenkspange die Basis bildet. Jeder dieser Stäbe bzw. Spangen, tritt nun mit bestimmten Organteilen in Beziehung. Die Gelenkspange greift mit ihrem in Kopulastellung intrors gerichteten knopfartigen Ende in die Gelenkgrube des Retinaculums, die Plättchenspange (*ps*) zieht nach einem Fortsatz der Deckplatte (*dp*), dem Plättchen (*pl*). Die Schraubenspange (*ss*) verbindet sich einmal mit einer schraubenartig gestalteten Chitinspirale (*sr*), dann aber auch mit der Deckplatte, und die Embolusspange (*es*) endlich, welche am weitesten intrors gelegen ist, inseriert unter Vermittlung eines kleinen zigarrenförmigen Chitinstückes (*z*) am Embolus (*e*). Der ganze Übertragungsapparat ruht also schließlich nur durch den Knopf der Gelenkspange in der entsprechenden Grube des Retinaculums der Spermakanalkapsel (vgl. hierzu Figg. 2 und 3) und ist so mechanisch mit diesem verbunden, die organische Verbindung wird aber einzig und allein durch den schon mehrfach erwähnten Verbindungsschlauch (*vs*) hergestellt. Da hier ein echtes Gelenk gebildet ist, wird der Überträger in diesem Gelenk bis zu einem gewissen Grade gedreht werden können.

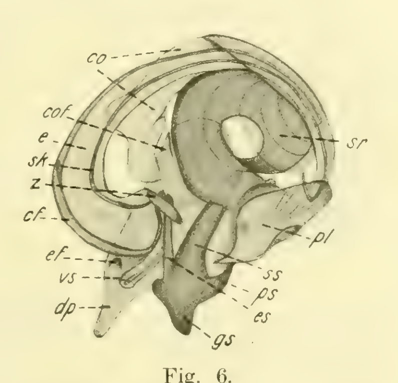


Fig. 6.
Linyphia triang. Stema des ♂ rechten Tasters von der Basalseite. Vergr.: 58.

Die Deckplatte (*dp*) ist in der Hauptsache durch die Schraubenspange am Stützapparat befestigt, es tritt aber auch das zwischen Embolus- und Schraubenspange ausgespannte membranöse Chitin an sie heran, ebenso auch das ebenfalls membranöse, aber etwas stärker ausgebildete Chitin, das sich zwischen Schrauben- und Plättchenspange und dem Plättchen selbst befindet. Die Deckplatte hat die Gestalt eines Dreiecks, das sich basal, nach der Spermakanalkapsel zu, in eine Spitze auszieht. Extrors setzt sich das Dreieck in einen eigenartigen blattartigen Fortsatz, das schon mehrfach genannte Plättchen (*pl*) fort. Weiterhin finden sich an der Deckplatte zwei kleine Fortsätze, deren einer (*ef*), in der Nähe der Embolusbasis, vielleicht dazu dient den Embolus in seiner Lage zu halten. Der andere Fortsatz (*cof*) liegt am Grunde der Embolusrinne (*co*). Über seine Funktion vermag ich nichts zu sagen.

Nun kämen wir zur Besprechung des Plättchens (Figg. 1, 2, 3 und 6 *pl*), das seiner Gestalt nach ungefähr einem Viereck gleicht. Es ist dadurch ausgezeichnet, daß sich auf der der Chitinspirale zugewendeten Seite eine kleine blasige Auftreibung und ein kleiner Zapfen befindet (Fig. 6). Beide sind als ein Widerlager, als ein Polster gewissermaßen für den Embolus anzusehen. Die blasige, übrigens aber durchaus stark chitinisierte Auftreibung ist gleichzeitig an der Basis der Chitinspirale gelegen und setzt sich in diese fort. Hier inseriert auch die früher bereits erwähnte Schraubenspange (*ss*).

Die Chitinspirale oder, wie wir es vorgreifend jetzt schon nennen wollen, das spiralige Retinaculum (*sr*) (Nebensamenträger Menges) erhebt sich nun in sechs linksgedrehten Schneckenwindungen als ein eigenartig gestalteter bandförmiger Chitinfaden.

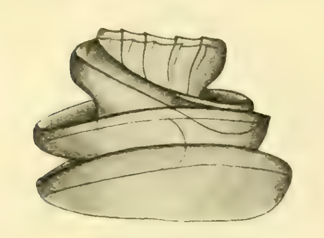


Fig. 7.
Linyphia triang. Spitze des spiraligen Stemaretinaculums. Vergr.: 200.

Basal ist das Spiralband flach abgeplattet; je mehr es sich aber der Spitze nähert, desto mehr ist es aufwärts gebogen, und an der Spitze steht es nahezu senkrecht zum basalen Anfangsteil (vgl. Fig. 2). Die beiden ersten basalen Windungen zeichnen sich auch noch dadurch aus, daß sie weiter auseinanderstehen als die vier apikalen, welche meist ganz eng aneinanderschließen. Eigentümlich ist die Spitze ausgebildet. Daß sich an ihr eine Anzahl Leistchen befinden, hat Menge bereits beobachtet, allerdings haben diese sicher nicht die Funktion, die ihnen Menge zuschreibt, nämlich Spermatozoen festzuhalten. Wie denn überhaupt Menge in der physiologischen Deutung dieses Organteiles ganz entschieden nicht auf dem richtigen Wege ist. Ich könnte mir eher denken, daß die Leistchen dazu dienen, den Reibungswiderstand beim Einführen des Retinaculums in das entsprechende weibliche Organ zu vermehren. Stützen kann ich diese Auffassung durch tatsächliche ähnliche Verhältnisse bei *Lycosa*. Die Komplikation des Endteiles der Spirale wird dadurch erhöht, daß sich aus der vorletzten Schraubenwindung noch eine zweite Windung erhebt, in welche die Grundspiralenwindung zurückläuft (Fig. 7). Höchstwahrscheinlich werden durch diese Verfestigung, als solche muß man die Komplikation doch wohl betrachten, die vorletzte und letzte Schraubenwindung fester miteinander verbunden.

Was ich bisher vom eigentlichen Überträger beschrieb, sind aber

schließlich unwesentliche Bestandteile, welche zwar bei komplizierter gestalteten Tasterapparaten in mehr oder weniger typischer Ausbildung vorhanden sind, einfacheren Formen aber fehlen können. Stets vorhanden ist ein Eindringer (Embolus), zu dem noch Nebenorgane treten können, bei *Linyphia* z. B. noch eine den Embolus umgebende Rinne, eine Eindringerrinne also.

Der Eindringer (Embolus [*e*]) also inseriert, bis zu einem gewissen Grade kann man sagen, gelenkig mit seiner Basis an dem oben bereits erwähnten zigarrenförmigen Chitinstück (*z*) und stellt ein blattartig dünnes, peitschenförmiges Gebilde dar, in dessen Inneren der Spermakanal verläuft, um schließlich nach außen zu münden. Am äußeren Rande ist der Embolus durch einen sehr festen und elastischen Chitinfaden (*cf*) versteift, welcher aber apikal zu verschwinden scheint oder vielmehr in das Chitin des Spermakanals übergeht. Es wird nämlich der an der Basis breitere Embolus apikalwärts bedeutend schmäler, und ein kleines Stück vor der Spitze macht er eine scharfe Knickung. Bis zu dieser Knickung, welche übrigens ein Gelenk bildet, läßt sich der Chitinfaden verfolgen, darüber hinaus hat der Embolus nur noch die Breitenausdehnung des Spermakanals.

Die Eindringerscheide[1] oder Eindringerrinne (Konduktor (*co*) heißt dieses Gebilde bei Comstock [1910]) inseriert mit ihrer Basis an der Unterseite der Deckplatte in der Nähe des kleinen Chitinzapfens (*cof*). Sie stellt ebenfalls ein blattartig dünnes Chitinstück dar, welches zunächst den Embolus nur apikal überdeckt, im weiteren Verlaufe sich aber zur Rinne faltet, in der der Embolus teilweise nun eingeschlossen liegt. Der Embolus und sein Konduktor sind nach der Chitinspirale zu gebogen und folgen ihrer Linkswindung ein wenig. Sie treten mit der ersten basalen Spiralwindung durch komplizierte Verfalzung in lockere Verbindung.

Überblicken wir nun nochmals das Stema. Der Stützapparat bildet das Gerüst, welches einmal den Embolus, dann Deckplatte nebst Konduktor und ferner die Chitinspirale trägt, welche auch mit der Deckplatte vermittels der blasigen Auftreibung des Plättchens in Verbindung tritt. Ein Gelenkkopf der Gelenkspange griff in die Gelenkgrube des Kapselretinaculums, und der Verbindungsschlauch leitet den Spermakanal aus der Kapsel zum Stema. Dieser Schlauch inseriert am Stema zwischen Deckplatte, Embolus und Embolusspange und nahm seinen Ursprung aus dem membranösen Verbindungsteil zwischen Spermakanalkapsel und Retinaculum.

---

[1] Samenträger Menges.

Wir wären damit mit der Beschreibung des Tasterapparates von *Linyphia* am Ende angelangt, ich möchte aber doch auf die Verhältnisse im Ruhezustand hinweisen.

Schauen wir uns also den Taster im Ruhezustand an, wie er in Fig. 1 dargestellt ist. Alle leicht verletzbaren membranösen Teile sind von stärker chitinisierten verdeckt. Hämatodocha und Hämatodochula sind bei oberflächlichem Hinsehen kaum zu bemerken. Der membranöse apikale Teil der Spermakanalkapsel bildet einen Untergrund für das Stema und wird von diesem völlig überdeckt. Zwischen die bulböse Kapselvortreibung und den zum langgestreckten Bogen zu rechnenden Chitinschlauch schiebt sich das Plättchen der Deckplatte. Letztere überdeckt intrors fast das ganze Stema, nur das spiralige Retinaculum freilassend. Und schließlich legt sich die Gelenkspange des Stützapparates über den Kanalkapsel und Kapselretinaculum verbindenden Teil. Natürlich ist auch der Embolus der Spirale mehr angeschmiegt.

Jetzt möchte ich auch nochmals auf die beim rechten Taster stets linksgedrehte, spiralig apikalwärts aufsteigende Anordnung der Organteile hinweisen; denn gerade im Ruhezustand ist es am auffallendsten, daß der Embolus die in der Kanalkapsel begonnene Linksspirale des Spermakanals fortführt. Ebenso die Chitinspirale, ja sogar die Deckplatte, das Plättchen usw. zeigen gewisse Beziehungen zu einer gedachten Grundspirale.

Kompliziert ist der männliche Apparat von *Linyphia*, sehr kompliziert sogar, und wir werden nun Schritt für Schritt an den anderen Arten in großen Zügen verfolgen können, wie sich ein solcher komplizierter Apparat entwickelt haben kann. — Verhältnismäßig am ähnlichsten von den von mir untersuchten Arten ist dem Apparat von *Linyphia* der von

Agalena similis Keys.

Nur Menge (1866—78) gibt eine sehr unvollkommene Beschreibung hiervon. Über eine *Agalena* existieren zwar noch zwei neuere Arbeiten von Szombathy (1913 und 1915), welche mir leider nicht zugänglich waren. Es ist ja auch sehr fraglich, ob Szombathy gerade die gleiche Art untersucht hat.

Bei *Agalena* haben auch die beiden vor dem Schiffchen gelegenen Tasterglieder eine gewisse Bedeutung, indem bestimmte Fortsätze derselben bei der Kopula eine Rolle spielen.

Die Patella zeigt extrors einen stark pigmentierten Chitinzapfen (Figg. 8, 10 und 38 *pz*). Die Tibia (*t*) ist ebenfalls durch einen extrors,

aber mehr ventral gelegenen Fortsatz (*tf*) ausgezeichnet, welcher sich schließlich in zwei kleine rundliche Höcker spaltet (Fig. 8). Extrors befindet sich an der Basis dieses Fortsatzes eine kleine Grube, in welche, wie wir noch sehen werden, bei der Kopula ein Retinulum eingreift (Fig. 9). An der Tibia schließt sich, durch eine Gelenkhaut mit dieser verbunden, das Schiffchen an.

Die Form des Schiffchens ist im Grunde genommen die gleiche wie bei *Linyphia*, im einzelnen weist sie aber mancherlei Verschiedenheiten auf. Da wäre zunächst eine introrse Vorbuchtung zu bemerken (bei *Linyphia* befand sich eine solche extrors), ihr folgt der Alveolus (*a*). Dieser stellt natürlich auch hier ein Loch dar, wenn es auch in Fig. 10 den Anschein hat, als ob er eine beckenförmige Vertiefung wäre. In Wirklichkeit war aber in dem Fig. 10 zugrunde liegenden Präparat die Hämatodocha nicht völlig von Blut geschwellt, und so kommt es, daß diese im Bereiche des Alveolus uns nicht überall als Blase erscheint, sondern teilweise sich noch im Alveolus befindet. Fig. 38 läßt aber gar keinen Zweifel über die wahre Natur des Alveolus offen, er ist eine Öffnung im ventralen basalen Teile des Schiffchens, und an seinen stärker chitinisierten Rändern inseriert, ganz wie bei *Linyphia*, die Hämatodocha. Der extrorse Rand des Schiffchens ist an der Basis ein wenig plattenförmig verbreitert, und auf der Ventralseite dieser plattenförmigen Verbreiterung erhebt sich eine kleine Leiste (Fig. 38). Über die Behaarung geben die Abbildungen Auskunft.

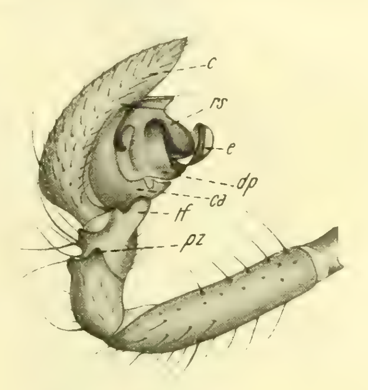


Fig. 8.
Agalena sim. Rechter ♂ Taster im Ruhezustand von der extrorsen Seite. Vergr.: 21.

Basalschale und Schiffchen werden nun auch wieder durch eine Hämatodocha verbunden, aber diese ist dadurch ausgezeichnet, daß sich ein Teil ihrer Wandung stärker chitinisiert und etwa die Form eines Beiles angenommen hat (Fig. 38 *cr*), wobei zu bemerken ist, daß der Teil, welcher dem Stiel des Beiles entsprechen würde, aus stärkerem Chitin besteht als der, welcher der Beilschneide ähnlich gestaltet ist. Der apikale Endteil der Beilschneide verbindet sich nun mit einem von der Basalschale (*p*) ausgehenden, kurzen und leicht gekrümmten Chitinfortsatz (Fig. 10, 11 *A*, 11 *B* und 38 [*os*]). Vorgreifend will ich bereits

soviel sagen, daß das beilförmige Stück ein elastischer Chitinretraktor ist, also ein Organteil, welcher lediglich kraft seiner Elastizität die durch Blut geschwellte Tasterblase wieder in die Ruhelage zurückführt.

Die Basalschale (Fig. 9, 10 und 38 [*p*] und 11 *A* und *B*) ist hier mit einer Muschel zu vergleichen. Die Verhältnisse sind sonst ganz ähnlich wie bei *Linyphia*. Ein stärker chitinisierter Chitinwall (*vc*)

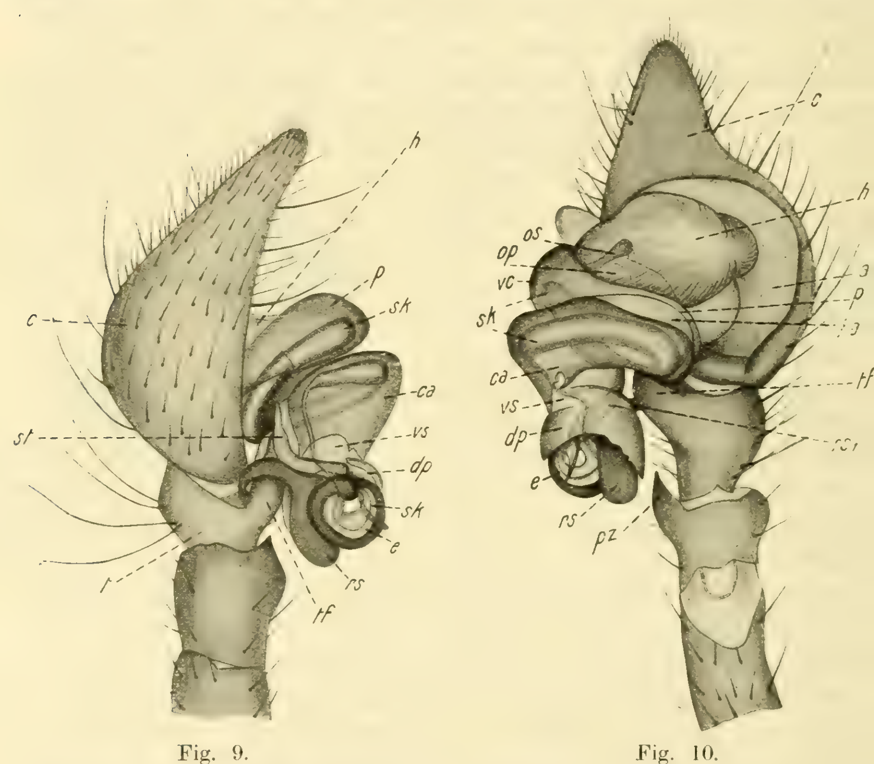


Fig. 9.

Agalena sim. Rechter ♂ Taster im Kopulazustand von der extrorsen Seite. Vergr.: 31.

Fig. 10.

Agalena sim. Rechter ♂ Taster im Kopulazustand von der Ventralseite. Vergr.: 31.

setzt sich auch auf dem Boden der Patina als eine dreieckige Platte fort (Fig. 11 *A*) und läßt aus sich den schon kurz erwähnten spangenförmigen Chitinfortsatz (*os*) entspringen. Dieser ist teilweise mit der Hämatodocha, teilweise auch mit dem Chitinretraktor verwachsen. Er entspricht natürlich völlig dem dreieckigen rinnenförmigen Chitinstück am Orificium patinae bei *Linyphia* (Fig. 3 und 4 *os*), liegt er doch bei *Agalena* gleichfalls am Orificium patinae (*op*) und dient vielleicht ebenfalls mit dazu, ein Verstopfen desselben durch die sich etwa davor legende Hämatodocha zu vereiteln. In der Hauptsache ist sein Zweck

aber, eine geeignete, in gewissem Grade gelenkige Verbindung mit dem Chitinretraktor herzustellen. Der Boden der Patina besteht sonst aus schwächerem Chitin, welches aber durch feine Leistchen versteift ist. Die Anordnung derselben deutet auf einen spiraligen Bau der Patina hin.

Die Insertionslinie der Hämatodocha (Fig. 11 *A*) befindet sich, ganz wie bei *Linyphia* am basalen Rande der Patina; nur dort, wo der Chitinwall am stärksten entwickelt ist, befindet sie sich nicht am Rand. Die Insertionslinie der Hämatodochula (*ha*) dagegen verläuft ringsherum am Chitinwall oder dem aus diesem hervorgehenden apikalen Patinarand. Bei *Linyphia* war ja ein Bezirk der Basalschale frei von der Hämatodochula, damit das Schiffchenretinulum eingreifen konnte. Hier also erfüllt die Hämatochula die Basalschale ganz.

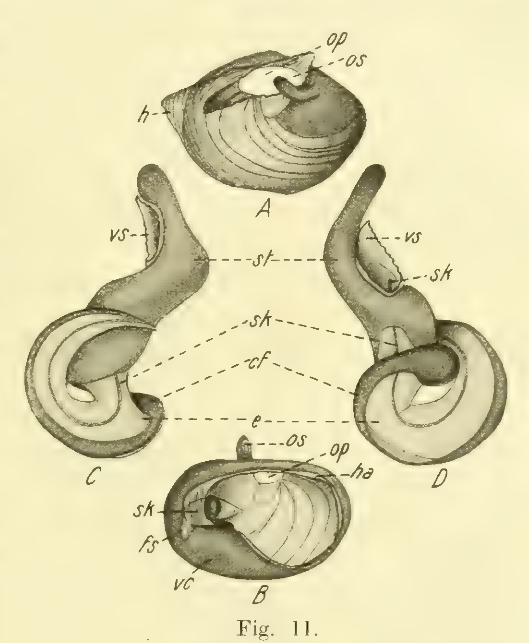


Fig. 11.

Agalena sim. *A* und *B* Basalschale von der Basis (*A*) und dem Apex (*B*). *C* und *D* Stützapparat mit Embolus. *A* und *B* Vergr.: 31, *C* und *D* Vergr.: 58.

Die Hämatodochula (Fig. 38 *ha*) zieht sich als ein ungleich langer Schlauch nach der Spermakanalkapsel (*ca*), und zwar ist die dem Chitinwall der Patina zugekehrte Seite kurz, die abgewandte bedeutend länger. Ich erinnere an die gleichen Verhältnisse bei *Linyphia*. Aber bei *Linyphia* mußte ich es in Abrede stellen, daß sich die Hämatodochula spiralig aufblähen bzw. einrollen konnte. Schon das überall gleich stark entwickelte Chitin des Spermakanals läßt dies bei *Linyphia* nicht zu. Dagegen kommen bei *Agalena* alle die Gebilde in Wegfall, welche bei *Linyphia* ein spiraliges Aufblähen der Hämatodochula und dadurch bedingtes Drehen der Patina verhinderten. Ein mit dem Chitinwall als Scharnier wirkender Sattel, ein Schiffchenretinulum und die knopfartige Anschwellung der größeren Chitinspange fehlen bei *Agalena*.

Es ist hier die Möglichkeit einer Drehung der Patina noch dadurch erleichtert, daß der Samenkanal an der Übergangsstelle von Patina und Kanalkapsel schwächer chitinisiert ist und so Bestrebungen die Basalschale in eine andere Richtung zu drehen keinen Widerstand entgegensetzen wird. Wir wollen diese Tatsache vorläufig einfach registrieren, wollen auch im Auge behalten, daß bei einer spiraligen Anschwellung der Hämatodochula sich nur die Patina drehen kann. Ich habe vielleicht noch nicht mit dem genügenden Nachdruck darauf hingewiesen, daß durch die Blähung der Hämatodochula die Spermakanalkapsel nicht aus der Ruhe in die Kopulastellung gedreht wird. Das besorgt einzig und allein die Hämatodocha. Ein Vergleich von Fig. 10 und 38 wird das klarmachen. In Fig. 10 befinden sich Kanalkapsel und Stema bereits in Kopulastellung, die Hämatodochula ist aber noch nicht geschwellt. Wird aber der Blutdruck stärker, so schwillt einmal die Hämatodocha stärker an und dann aber auch die Hämatodochula. Da beide Blasen ein wenig spiralig eingerollt sind, so müssen sie notwendigerweise beim Aufrollen ein dazwischenliegendes Organ, die Patina, umgekehrt rechts herum drehen. Und diesen Zustand zeigt nun Fig. 38. Man sollte allerdings denken, auch die Spermakanalkapsel müßte gedreht werden, das ist aber nicht möglich, da ein besonderes, weiter unten zu besprechendes Verklammerungsretinulum dies nicht zuläßt.

Die Spermakanalkapsel (*ca*) stellt einen linksspiralig apikal ansteigenden Chitinschlauch dar, welcher an seinem apikalen Ende mit scharfer Kontur in membranöses Chitin übergeht. Das membranöse Chitin wird schlauchförmig und stellt so die Verbindung zum Stema her (Verbindungsschlauch). Im Inneren der Kanalkapsel verläuft der basal am Chitinwall der Basalschale bei *fs* befestigte Samenkanal (*sk*).

Es wird nun hier am Platze sein, auf die Bedeutung des zweihöckerigen Fortsatzes (*tf*) der Tibia zurückzukommen. Beim Kopulazustand legt sich dieser Fortsatz zwischen Kapsel und Stema (Fig. 10) und verhindert so eine weitere proximale Annäherung der Kapsel. Dieser Fortsatz befindet sich auf der Ventralseite, und sein Druck wirkt in der Richtung ventral-dorsal und proximal-distal.

Bei *Linyphia* verband nur ein verhältnismäßig dünner Verbindungsschlauch das Stema mit der Kanalkapsel, hier aber ist der Verbindungsschlauch (*vs*) viel voluminöser entwickelt und hat eine vollständige Umgruppierung der Stemateile bewirkt. Es wird nicht mehr die Deckplatte (*dp*) von einem Stützapparat getragen, dagegen tritt

ein hammerförmiges, einem Retinaculum ähnliches Gebilde in direkte Beziehungen zum Verbindungsschlauch. Ein Stützapparat (*st* und Fig. 11 *C* und *D*) ist noch vorhanden, er trägt aber nur den Embolus. Stützapparat und Eindringer (*e*) kann man ungefähr mit einer Sichel vergleichen, wobei ersterer einen etwas gebogenen Stiel derselben darstellen würde. Der Stützapparat gewinnt an seiner Basis Anschluß an den Verbindungsschlauch. Hier tritt auch der aus der Kapsel herauskommende und nunmehr sehr dünn gewordene Spermakanal in das Innere des Stützapparates über, zieht in diesem ein Stück apikalwärts, um schließlich durch einen sehr kurzen membranösen schlauchförmigen Verbindungsteil vom Embolus aufgenommen zu werden. Der Embolus trägt an seinem Rande eine Versteifung in Form einer spiralig gedrehten, schwärzlich gefärbten Chitinspange, welche an der Embolusbasis eine Anschwellung zeigt. Dieser entspricht eine Anschwellung an der Spitze des Stützapparates. Der Embolus selbst ist ein kurzes, linksspiralig gedrehtes Organ, an dessen Spitze der Spermakanal ausmündet.

Die ungefähr halbmondförmige Deckplatte (*dp*) sitzt mit ihrer Basis dem Verbindungsschlauch auf. An ihrem in Kopulazustand introrsgerichteten, etwas verbreiterten Rande können wir feine Zähnchen beobachten. Natürlich ist sie stark chitinisiert und so im Ruhezustand sehr wohl in der Lage, als Schutzorgan für den Embolus zu wirken. Zuguterletzt hätten wir noch ein merkwürdiges hammer- oder hakenförmiges Gebilde (*rs*) zu besprechen, von dem ich nicht recht weiß, wie ich es nennen soll. Ein echtes Retinaculum ist es sicher nicht, und doch geht seine Funktion über die eines reinen Retinulums hinaus.

Mit der weiblichen Epigyne tritt unser hammerförmiges Organ allerdings in Beziehung, aber doch nur nebenbei und in einer Weise, die den Begriff des Retinaculums nicht rechtfertigen würde. Ein Blick auf Fig. 9 demonstriert uns aber sofort seine Hauptfunktion. Ein im Kopulazustand dorsalwärts zeigender in einen Haken ausgebildeter größerer Fortsatz des hammerförmigen Organs greift in die früher erwähnte, auf der extrorsen Seite gelegene Grube der Tibia und hält dadurch Stemateile und Kanalkapsel in genau präzisierter Lage, wird dadurch auch verhindern, daß die Hämatodocha bei der Kopula abgerissen wird. Seine Funktionsmöglichkeiten sind damit aber nicht erschöpft, ich kann darauf jedoch erst später näher eingehen. Wir wollen daher diesen Hammer ein Retinulum und zwar speziell Stemaretinulum nennen. Nur noch einige Worte über seine Morphologie im einzelnen. Wie gesagt, von Gestalt hammerförmig, der Stiel blattartig

verbreitert und auf dem Stiel ein größerer hakenförmiger und dem gegenüber ein kleinerer spitzer Fortsatz. Im Bereich des größeren Fortsatzes geht das derb chitinisierte Retinulum in den Verbindungsschlauch über und zwar an der Stelle, wo sich der Stiel ansetzt. Diese Stelle ist in Fig. 10 durch rs_1 markiert. — Möglicherweise ist es ursprünglich aus einem dem Stema angehörenden echten Retinaculum hervorgegangen zu denken, wäre dann also identisch mit der Chitinspirale bei *Linyphia*. Erst später wird es dann Retinulumfunktionen übernommen haben. Namentlich der jetzt fast funktionslos gewordene Stiel deutet darauf hin. Und dieser Stiel wird in die weibliche Epigyne mit eingeführt.

Im Ruhezustand (Fig. 8) liegen die Organteile wieder dicht gedrängt, das Stemaretinulum greift nicht in die entsprechende Tibiagrube, und von Hämatodocha und Hämatodochula ist nichts zu bemerken. Alle diese membranösen und leichter verletzbaren Teile liegen wohlverpackt im Inneren.

Wir gehen nun über zum männlichen Apparat von:

Lycosa amentata Cl.

Mit der Literatur (Menge) läßt sich auch hier nicht viel anfangen. Es wird daher am besten sein, sich lediglich auf die eigenen Untersuchungen zu stützen.

Die Tasterglieder, mit Ausnahme des Schiffchens natürlich, haben für die Kopula keinerlei Bedeutung und zeigen daher auch keine besondere Differenzierung. Über ihren allgemeinen Bau belehrt uns Fig. 12, welche den Taster im Ruhezustand darstellt. Analog den beiden besprochenen Arten kann ich nun ohne weiteres vorwegnehmen, daß von der Hämatodocha im Ruhezustand nichts wahrnehmbar sein wird, und daß alle Organteile so gelagert sind, daß sie den kleinsten möglichen Raum einnehmen und tunlichst geschützt erscheinen. Außerdem wird noch eine Umlagerung der Teile bemerkbar sein, hervorgerufen durch die spiralige Einwindung der Hämatodocha. Vergleichen wir nun damit den Kopulazustand (Fig. 13—16), so muß vor allem die hier besonders mächtige Entwicklung von durch Blutdruck schwellbaren Blasen auffallen. Wir werden später sehen, daß diese Blasensysteme weiter nichts als eine direkte Fortentwicklung von schon bei *Linyphia* und *Agalena* blasig oder schlauchartig angelegten Organteilen sind. Wenn ich sage, Fortentwicklung, so ist das eigentlich nicht richtig; denn bei *Lycosa* haben wir im Grunde einfachere Verhältnisse vor uns. Nun darüber wird noch einiges zu sagen sein.

Seiner Form nach entspricht das Schiffchen (*c*) hier etwa einem holländischen Holzpantoffel. An der Spitze trägt es noch eine kleine Kralle, die auf die ursprünglichen Tastereigenschaften, oder besser gesagt, Extremitäteneigenschaften, hindeutet. Recht kompliziert ist am Schiffchen der Besatz von Sinneshaaren. Wir können davon drei Haupttypen wahrnehmen, welche in Gestalt, Länge und Lage verschieden sind.

Der allgemeine morphologische Bau des Schiffchens bei *Lycosa* gleicht vollkommen dem der beiden schon besprochenen Arten. Auf der ventralen Seite findet sich proximal der Alveolus (*a*), an dessen Rändern die Hämatodocha (*h*) inseriert. Vom extrorsen Alveolusrand erhebt sich eine an ihrer Basis breitere und allmählich spitz auslaufende Chitinplatte, welche man als lokale Verdickung des Hämatodochachitins auffassen muß. Da sie sich funktionell gleich verhält, wie das bei *Agalena* Chitinretraktor (*cr*) genannte Gebilde, wollen wir sie hier auch so nennen.

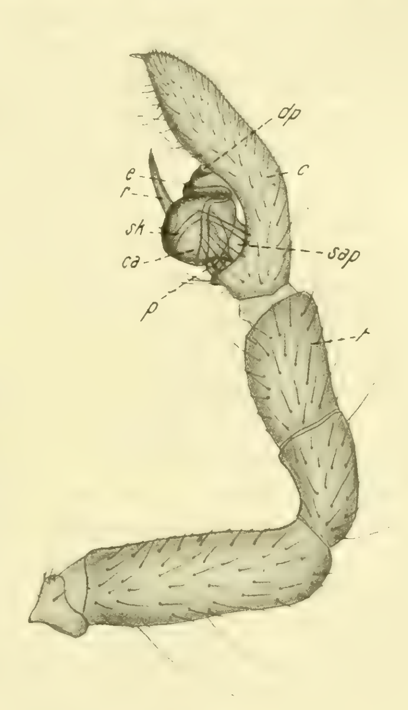


Fig. 12.
Lycosa ament. Rechter ♂ Taster im Ruhezustand von der introrsen Seite. Verg.: 37.

Etwas schwierig sind die Verhältnisse der Hämatodocha zu verstehen, weil sie infolge der eigentümlichen Spannungen des Chitins nicht einfach als rundliche Blase geschwellt wird, sondern ein ziemlich kompliziertes Oberflächenrelief bildet. Auch der hier besonders starre Chitinretraktor wird mit dazu beitragen, daß wir keine einfache Blase während der Kopula erhalten. Aber es kommt noch ein weiterer Umstand hinzu: Eine durch eine Basalschale von der Hämatodocha scharf geschiedene Hämatodochula haben wir bei *Lycosa* nicht, Hämatodocha und Hämatodochula gehen ineinander über, ohne daß wir überall feststellen können, wo erstere aufhört und letztere beginnt. Und durch den eigenartigen, in Wirklichkeit aber einfacheren Bau der Basalschale wird die merkwürdige Form der Tasterblase im Kopulazustande hervorgerufen.

Um dies aber richtig verstehen zu können, wollen wir uns erst einmal mit der Basalschale (Fig. 13—16) beschäftigen. Einzelne Grundzüge, wie wir sie schon früher besprochen haben, finden wir hier wieder, so einen Chitinwall (*vc*) und das mit den Chitinretraktor in Beziehung tretende Chitinstück (*os*). Auch darin gleicht die Patina von *Lycosa* denen der anderen Arten, daß der Spermakanal (*sk*) am Chitinwall seinen Ursprung nimmt. Ein wichtiger Unterschied besteht aber darin, daß ein gesondertes Orificium patinae nicht vorhanden oder vielmehr mit der großen Kommunikationsöffnung zwischen Patina und Hämatodochula verschmolzen ist. Also eine einzige Öffnung der Patina kommuniziert gleichzeitig mit der Hämatodocha und der Hämatodochula. Infolgedessen trennt die Basalschale auch nicht mehr zwei Blasen voneinander, eben die Hämatodocha und Hämatodochula, sondern wir haben eine einzige Blase vor uns, welcher seitlich eine Basalschale ansitzt. Am klarsten wird das uns auf dem Schnitt Fig. 30 werden. Auf dieser Abbildung habe ich zwar den Bereich der Hämatodochula noch mit *ha* bezeichnet, aber man sieht ohne weiteres, daß Hämatodocha und Hämatodochula nicht scharf voneinander zu scheiden sind.

Den morphologischen Bau der Basalschale zeigt am schönsten Fig. 15. Der leicht gebogene stark chitinisierte Chitinwall (*vc*) gewinnt an eine halbringförmige gebogene Spange (*hr*) Anschluß, an welcher das schon erwähnte Chitinstück *os* sitzt. Schwächeres Chitin nimmt den Boden der Patina ein, und dieses wird vom Chitinwall und der halbringförmigen Spange gespannt gehalten. Auch apikalwärts spannt sich Chitin zwischen Wall und Spange aus und bildet so eine Decke. Diese überzieht aber nun nicht etwa den ganzen apikalen Teil der Basalschale, sondern nur die reichliche Hälfte, läßt also eine große Kommunikationsöffnung frei, durch welche der Spermakanal tritt und die Kommunikation mit der Hämatodocha und Hämatodochula erfolgt. Es inseriert daher an den Rändern der beschriebenen Öffnung die vereinigte Hämatodocha und Hämatodochula. Und trotz dieses von den bisher besprochenen Arten abweichenden Verhaltens lassen sich doch soviel gemeinsame Züge feststellen, daß man sich unwillkürlich die Frage vorlegt, ob die Basalschale bei *Lycosa* nicht vielleicht einen ursprünglicheren Typus darstellt. Wenn dem so wäre, so müßte sich der Typus der Patina bei *Lycosa* leicht in den Typus bei *Agalena* oder *Linyphia* überführen lassen. Nun das ist auch gar nicht so schwer, namentlich wenn wir Fig. 22 zu Rate ziehen. Wir brauchen ja nur anzunehmen, daß der apikale, der Hämatodochula entsprechende Teil der Blase mit der Basalschale verwächst und die Basalschale auf ihrem

Boden in der Nähe des Chitinstückes *os* ein Orificium patinae, also eine Kommunikationsöffnung mit der Hämatodocha, ausbildet, und wir haben eine typische geschlossene Patina, wie sie bei *Linyphia* und *Agalena* vorhanden ist. Ein Vergleich der Fig. 22 mit Fig. 20 zeigt uns das erst so recht deutlich. Bei *Linyphia* (und *Agalena*) eine Basalschale, welche wie ein Ring Hämatodocha und Hämatodochula spannt. Bei *Lycosa* dagegen sitzt die Patina seitlich der Blase auf, es ist aber eine Scheidung in zwei Blasen in den Uranfängen bereits angedeutet, wir haben hier eine offene Patina.

Die vereinigten beiden Blasen will ich schlechthin Tasterblase nennen. Ihre Insertion am Schiffchen findet sich am Alveolusrande. Basalwärts bildet sie einen fast ringförmigen Wulst, der sich distal auf die introrsen Seiten nach der Spermakanalkapsel wendet und an dem bei *Linyphia* als Sattel (*s*) bezeichneten Kapselteil endigt. Der extrors-distale Teil des Wulstes inseriert teilweise am Boden der Patina und teilweise am basalen Teil der Patinaöffnung (Fig. 16). Der nach dem Sattel ziehende Wulstteil, also der introrsgerichtete, birgt die kleine dreieckige Chitinplatte (*os*) in sich, welche dann in den Chitinretraktor (*cr*) übergeht. Im Bereiche des Chitinretraktors ist dagegen die Blase nicht wulstartig vorgetrieben. Aus dem blasigen Wulst geht weiter apikalwärts ein Schlauch hervor, der dann an der Spermakanalkapsel und, das ist besonders wichtig, am apikalen Rand der Patinaöffnung direkten Anschluß gewinnt. Wulst und Schlauch sind aber ein durchaus einheitliches Gebilde und kommunizieren im Innern ohne weiteres miteinander. Das wulstartige Aussehen des basalen Teiles der Tasterblase wird durch eine Einschnürung des membranösen Chitins gebildet, welche aber keineswegs tiefer ins Innere vordringt, als es äußerlich sichtbar ist. Ich bemerkte weiter oben, eine Scheidung zwischen Hämatodocha und Hämatodochula wäre in den Uranfängen angedeutet. Es kann kein Zweifel sein, daß der wulstartig vorgetriebene (an den Alveolusrändern und dem Patinaboden inserierende) Blasenteil mit der Hämatodocha identisch ist, während der aus diesem hervorgehende schlauchförmige (an der Patinadecke inserierende) Teil der Hämatodochula gleichzusetzen sein wird.

Die Spermakanalkapsel (*ca*) folgt in ihrer Form durchaus dem Verlauf des Spermakanals, der hier die Eigentümlichkeit hat, daß sein basales blindgeschlossenes Ende aus schwächerem Chitin besteht, als die übrige Kanalwandung. Dies ist meist schon bei morphologischer Betrachtung wahrnehmbar. Da also der Kanal etwa eine $1^1/_2$fache sanft ansteigende Linksspirale bildet, werden wir eine Andeutung

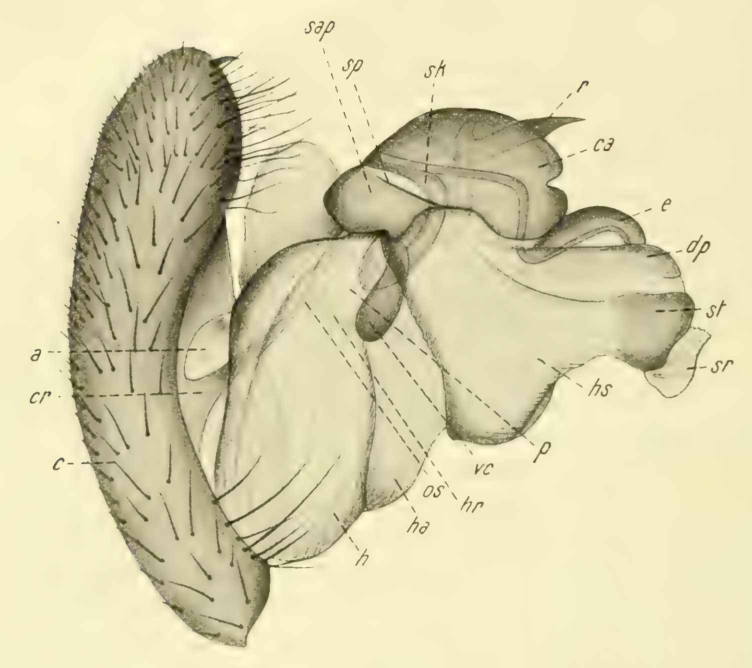


Fig. 13.
Lycosa ament. Rechter ♂ Tasterapparat in Kopulastellung von der extrorsen Seite. Vergr.: 73.

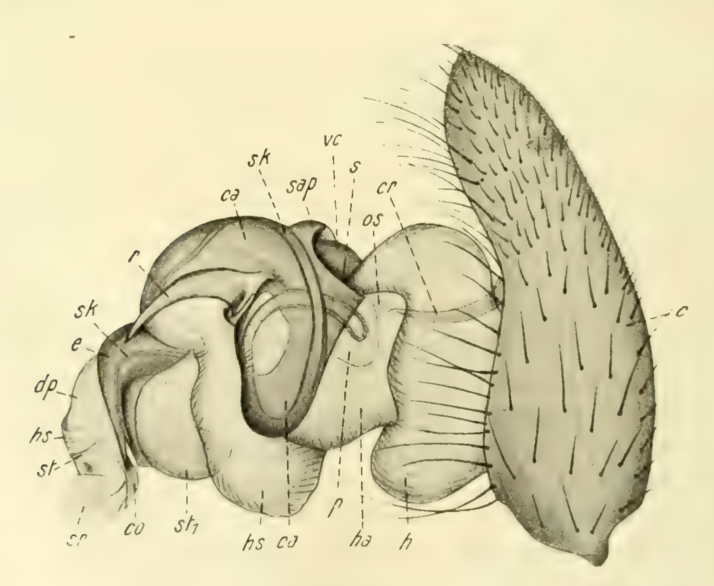


Fig. 14.
Lycosa ament. Rechter ♂ Tasterapparat in Kopulastellung von der introrsen Seite. Vergr.: 73.

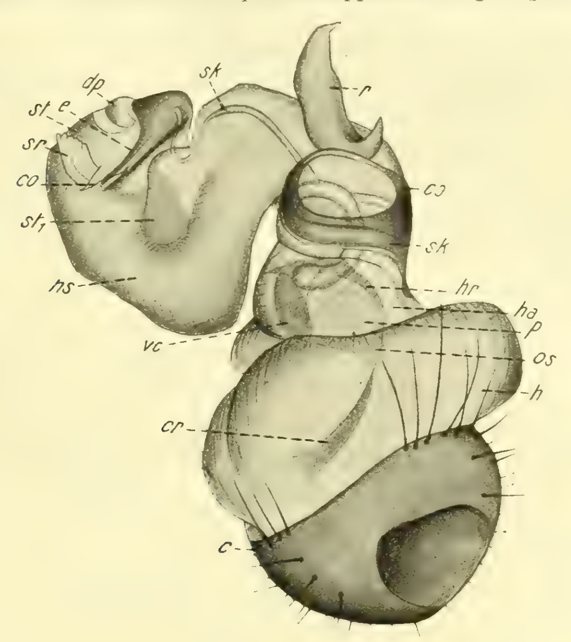


Fig. 15.
Lycosa ament. Rechter ♂ Tasterapparat in Kopulastellung von der proximalen Seite. Vergr.: 73.

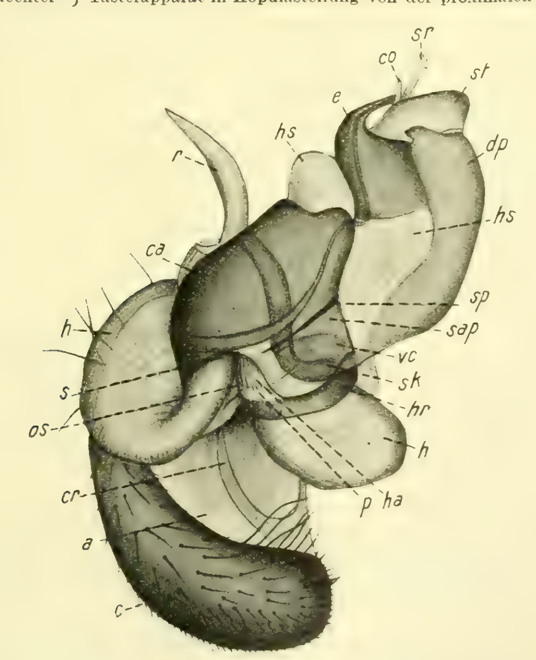


Fig. 16.
Lycosa ament. Rechter Tasterapparat in Kopulastellung von der distalen Seite. Vergr.: 73.

einer solchen Spirale auch im Kapselbau nicht vermissen (vgl. Fig. 14). Sonst gleicht die Kapsel in den Grundzügen dem bereits bekannten Kapselbau der anderen Arten, namentlich *Linyphia*. So ist ein im Kopulazustand distal zeigender Sattel (*s*) und eine basal-extrors gerichtete Sattelplatte (*sap*) vorhanden. Die Sattelplatte wird durch eine Spange (*sp*) von der Kapsel selbst geschieden, und basal läßt sie nach dem Embolus zu eine kleine Einbuchtung erkennen.

Bei *Linyphia* bildete der Sattel im Ruhezustand ein Widerlager für den Chitinwall, das gleiche gilt auch für *Lycosa:* im Kopulazustand wird aber bei *Lycosa* Basalschale und entsprechend auch Chitinwall vom Sattel durch den anschwellenden Wulst der Hämatodocha verdrängt, bei *Linyphia* aber half auch der Sattel mit das früher erwähnte scharnierähnliche Gelenk bilden (Fig. 2). Im allgemeinen können wir sagen, daß bei *Lycosa* der ursprünglichere, einfachere Zustand herrscht, insofern als eine kompliziertere Ineinanderschachtelung von Chitinwall (bzw. Basalschale) und Sattel erst in Andeutungen vorhanden ist.

Blickt man auf die introrse Seite der Kapsel (Fig. 14), so erscheint sie beim rechten Taster ungefähr wie eine in Spiegelschrift geschriebene Sechs. Das Chitin ist in der Umgebung der Spermakanals überall gleich stark ausgebildet, und namentlich extrors findet sich stärkere Chitinisierung. Nur im proximalen, introrsen Teil der »Sechs« haben wir eine fast runde membranöse Stelle, und unweit davon sitzt ein Retinaculum (*r*) der Kapsel auf. Apikal intrors dagegen geht das Kapselchitin allmählich in dünnhäutiges über und bildet schließlich eine mächtige Blase, die wir als besonders voluminös gewordenen Verbindungsschlauch ansehen müssen. An Ausdehnung reicht sie fast an die vereinigte Hämatodocha + Hämatodochula heran, und da sie hier wesentlichen Anteil am Aufbau des Stemas bildet, wollen wir sie einmal Stemablase (*hs*) nennen.

Das Retinaculum (*r*) von etwa pfriemenförmiger Gestalt sitzt mittels eines kleinen Chitinzapfens der Kapsel auf und zwar ein wenig oberhalb der Stelle, wo sich der Ring der spiegelbildlichen Sechs geschlossen hat (Fig. 14). An dieser Stelle findet sich aber membranöses, durch Blutdruck also schwellbares Chitin (vgl. hierzu auch Fig. 22), und man geht daher wohl in der Annahme nicht fehl, daß infolge des Blutdruckes das Retinaculum aus seiner Ruhelage in eine für die Kopula notwendige Kopulalage gebracht werden kann. Das Retinaculum zeigt zwei Fortsätze, einen langen, leicht gebogenen und stumpf auslaufenden, und einen kurzen, ebenfalls gebogenen Fortsatz. Nur der letztere tritt, wie wir noch sehen werden, mit der Epigyne in direkte Beziehung.

Das Stema ist bei *Lycosa* verhältnismäßig einfach gebaut. Allerdings erwachsen uns Schwierigkeiten bei der Identifizierung der einzelnen Stemateile wie ich sie z. B. von *Linyphia* aufgestellt habe. Den Embolus (*e*) erkennen wir natürlich ohne weiteres als solchen, da in ihm der Spermakanal verläuft und an der Spitze ausmündet. Einen gesonderten Stützapparat für den Embolus können wir nun freilich vorläufig nicht wahrnehmen. Mit breiter Basis liegt der Embolus als stark chitinisiertes Gebilde der Stemablase auf, verjüngt sich allmählich und knickt schließlich fast rechtwinklig ein, um sich (im Kopulazustand) proximalwärts zu wenden. Nur in geringem Maße können wir noch eine kaum merkliche Fortsetzung der spiraligen Organteilanordnung feststellen. Aber der Embolus besitzt bei *Lycosa* noch eine besondere Eigentümlichkeit, insofern als Teile von ihm im Kopulazustand durch Blutdruck geschwellt werden können. Als allseitig chitinisiertes kurzes Gebilde stellt er sich uns dar, nur an der Spitze ist ein membranöser keilförmiger Teil eingesprengt. Wird nun dieser membranöse Teil durch Blutdruck aus der stärker chitinisierten rahmenartigen Umhüllung herausgepreßt, so erhalten wir einen Zustand, wie er in der Kopulastellung leicht zu beobachten ist. Dabei wird der vorderste Teil des Spermakanals fast wie ein winziger Penis vorgestülpt (Fig. 14 und 15).

Neben der Embolusspitze sind weiter apikalwärts noch zwei kleine Chitingebilde gelegen (Fig. 13 und 16 *co* und *sr*), deren eines, kleineres messerartig zugespitzt ist und bei stärkerer Vergrößerung eine Rinnenbildung zeigt. Das andere ist größer, von ungefähr viereckiger, etwas geschwungener Form und sitzt mit breiter Basis einer Chitinverdickung der Stemablase auf. Die der messerartigen Chitinrinne zugekehrte geschwungene Seite ist ganzrandig, die dieser abgekehrte Seite zeigt dagegen eine feine Zähnelung. Eine feine Streifung und eine nach der messerartigen Rinne hinstrebende und nur schwach angedeutete Chitinverdickung vervollständigen die Charakterisierung unseres gezähnten Plättchens. Die messerartige Rinne könnte man vielleicht für eine Embolusrinne, einen Konduktor (*co*) halten. Dabei stütze ich mich in meiner Annahme im wesentlichen auf dessen Lage in der Nähe des Embolus und die Rinnenbildung. In keinem einzigen Präparat habe ich etwa den Embolus in dieser Rinne liegen sehen. Und das gezähnte Plättchen ist physiologisch und morphologisch dem spiraligen Retinaculum bei *Linyphia* gleichwertig, weshalb ich es hier Stemaretinaculum (*sr*) nennen will.

Den Grund und Boden für das Stema bildet die Stemablase (*hs*).

Nur gewisse Teile dieser Blase sind stärker chitinisiert und bilden so bestimmte fixierte Komplexe, auf welchen teilweise der Embolus, dann Stemaretinaculum und Konduktor befestigt sind. Höchstwahrscheinlich sind nun höher organisierte Stemateile aus solchen Verdickungen ursprünglich membranöser Teil entstanden zu denken. Wir haben mancherlei Gründe zu dieser Annahme. Des öfteren habe ich schon darauf hinweisen können, daß bei *Lycosa* verschiedene Organteile einfacher gestaltet sind als z. B. bei *Linyphia*, und wir können so *Lycosa* als eine Etappe zu den einfacher gestalteten Formen auffassen. Gerade, weil wir hier ein auf gewisser Ausbildungsstufe stehen gebliebenes Organ vor uns haben, ist es nun recht schwierig, die Homologie dieses oder jenes Organteiles sicher festzustellen. Über die Deutung der Stemateile bei *Lycosa* gebe ich nun im folgenden meine eigene Meinung wieder, bin mir aber vollständig bewußt, daß ich Beweise hierfür nicht erbringe und daß durch weitere Zwischenformen meine Ansicht auch umgestoßen werden kann.

Das apikale Ende der Spermakanalkapsel setzt sich in die Stemablase fort, aber so, daß intrors das stärkere Chitin der Kapsel allmählich in membranöses übergeht (Fig. 15), extrors aber (Fig. 13) sich scharf vom Kapselchitin abhebt. Betrachten wir nun einmal Fig. 13 und 16, die die Verhältnisse mehr oder weniger von der extrorsen Seite zeigen, so sehen wir die Stemablase sich bis zu dem Sattelplättchen hinziehen und am basalen Rande der Kapsel inserieren. Zwei plattenartige Chitinverdickungen fallen uns hier auf. Die eine, längere und bandartige, beginnt apikalwärts an der Embolusbasis und zieht in leichtem Bogen nach der Sattelplatte. Nach dem Embolus zu gerichtet zeigt sie apikal noch eine kleine Einkerbung. Ich halte diese bandartige Verbreiterung für ein Homologon der Deckplatte (*dp*) bei *Linyphia* und werde sie daher auch hier mit diesem Namen belegen. Allerdings hatte sie sich bei *Linyphia* vom Verbindungsschlauch fast völlig gelöst, und membranöses Chitin fand sich außer dem ziemlich unscheinbaren Verbindungsschlauch nur noch am Stützapparat.

Die zweite Chitinverdickung ist ebenfalls apikal gelegen, sie beginnt extrors und zieht auf die introrse Seite hinüber, die Stütze für den Konduktor und das Stemaretinaculum bildend. In leichtem Bogen wendet sie sich dann der Embolusbasis zu und tritt mit dieser in Verbindung. Es besteht hohe Wahrscheinlichkeit, daß wir hier noch einen einfachen Stützapparat (*st*) vor uns haben. An die eben geschilderte Chitinverdickung schließt intrors eine weitere an (st_1), welche aus einer fast ovalen Platte und einem davon ausgehenden nach der Embolusbasis

verlaufenden Chitinstreifen besteht. Ich möchte diese ebenfalls dem Stützapparat zuzählen und zwar als eine spezielle Bildung bei *Lycosa*, zusammenhängend mit der starken Entwicklung des Verbindungsschlauches zur besonderen Blase. Über die Funktion dieses Chitinstückes bin ich mir nicht klar, möglicherweise wirkt sie als eine Art Chitinretraktor für die Stemablase.

Ich wende mich nun zu der letzten von mir untersuchten Art, zu

Meta segmentata Cl.

Auch hier findet sich in der Literatur nur bei MENGE wenig Beachtenswertes. In dieser *Meta* haben wir nun eine Form vor uns,

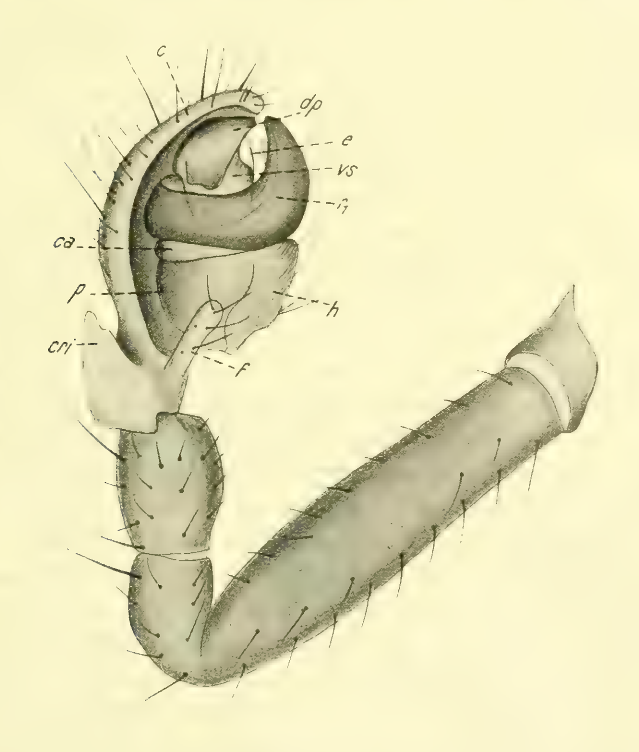


Fig. 17.

Meta segm. Rechter ♂ Taster im Ruhezustand von der extrorsen Seite. Vergr.: 58.

welche im allgemeinen noch ursprünglicher als *Lycosa amentata* gestaltet ist. Die Tasterglieder zeigen nichts besonderes, erst am Schiffchen beginnen die speziellen Differenzierungen.

Das Schiffchen (*c*) hat wieder die typisch schiffchenförmige Gestalt

mit Alveolus, an dessen Rändern die Hämatodocha inseriert. Von der Behaarung ist auch nicht allzuviel zu sagen. Wir haben zwei Formen von Haaren, einzelne besonders lange und starke und dazwischen schwächere und kurze Sinneshaare. Aber an der ventral-extrorsen Schiffchenbasis tritt uns etwas entgegen, das wir in dieser Form noch nicht gefunden haben, nämlich zwei eigenartige Fortsätze. Der eine, mehr extrors gelegene (*cri*), hat, wie Menge sich ausdrückt, schaufelförmige Gestalt und wird durch eine Chitinspange versteift. An seiner Spitze geht er in helleres Chitin über. Der andere Fortsatz (*f*) liegt mehr intrors und besitzt walzenförmige Gestalt. Die Farbe seines Chitins ist ziemlich hell, auch ist er mit einer Anzahl Sinneshaaren ausgestattet, welche aber dem dem Stema zugekehrten Teile fehlen. Bei der kurzen Dauer der Kopula von *Meta* ist es mir nicht gelungen, ein kopulierendes Pärchen zusammenhaftend konserviert zu erhalten. Ich kann daher auch nicht mit Sicherheit sagen, wozu diese Fortsätze eigentlich dienen. Der extrorse mit *cri* bezeichnete Fortsatz ist vielleicht als ein sehr einfaches Retinulum aufzufassen. Man vergleiche hierzu Fig. 18. Bei noch stärkerem Anschwellen der Hämatodocha muß der Fortsatz an die Spermakanalkapsel stoßen und wird ein weiteres proximales Nähern derselben und damit verbundenes Überspannen der Hämatodocha verhindern können. Der andere Fortsatz (*f*) wirkt möglicherweise in gleichem Sinne.

Die Hämatodocha (*h*) inseriert nun wieder am Alveolusrand. Einen typischen Chitinretraktor kann man, wenigstens beim morphologischen Studium, nicht wahrnehmen. Erst auf Schnittbildern ist eine Andeutung davon in Form einer schwachen lokalisierten Chitinverdickung zu beobachten. Darauf werde ich jedoch nochmals zu sprechen kommen. Von einer gesonderten Hämatodochula ist nun hier gleichfalls nichts zu bemerken, Hämatodocha und Hämatodochula stellen also durchaus wie bei *Lycosa* noch eine einheitliche Blase dar.

Wir haben also bei *Meta* ebenfalls eine offene Patina (*p*), aber diese ist noch viel einfacher gebaut als bei *Lycosa* und verdient beinahe nicht mehr den Namen »Schale«. Ihrer Form nach (Figg. 17—19 *p*) stellt sie eine sanft gerundete etwa dreieckige Platte dar, welche an ihrer Basis in einen Zipfel ausläuft, den ich für die Andeutung des bei den anderen Arten mit *os* bezeichneten Chitinstückes halten möchte. Und in der Nähe dieses Zipfels endigt der Spermakanal an der Basalschale. Aber diese ist hier ein wenig eingebogen und bildet so die erste Anlage eines Chitinwalles (*vc*). Eine so einfache Basalschale führt uns immer mehr zu einfacheren Formen hin, wenngleich ich mir nicht

verhehlen kann, daß es bis zu wirklich einfachen Formen immer noch ein riesengroßer Sprung ist. Aber immerhin können wir uns die Basalschale nun ganz gut als lokale Verdickung des Hämatodochachitins entstanden denken. Freilich wird in dieser Sache das letzte Wort nicht eher gesprochen werden können, als bis weitere einfache Zwischenformen genauer bekannt sind. Ich hatte eingangs der WAGNERschen Auffassung (1886) Erwähnung getan, wonach Kapsel und Stema aus dem umgewandelten letzten Tasterglied, die Hämatodocha aber aus der Gelenkhaut sich entwickelt haben soll. WAGNER wußte aber noch nichts von einer Basalschale und gibt daher auch nicht an, ob sie ein ursprünglicher Bestandteil der Hämatodocha ist oder ob sie als basalwärts gedrückter und abgegliederter Teil der Kapsel anzusehen ist.

Die Spermakanalkapsel (*ca*) nun ist gar nicht so einfach gebaut, wie man es vermuten sollte. Auch hier diktiert der Samenkanal (*sk*) im wesentlichen die äußere Form der Kapsel. Sein basales blindgeschlossenes Ende inseriert an der Basalschale. Er verläuft nun anfangs unter einem von der Kapsel basal vorspringenden dreieckigen und durch eine Spange versteiften Plättchen, ein Gebilde, das wir bisher als Sattelplatte (Fig. 19 *sap*) bezeichneten. Nun tritt der Kanal unter scharfer Biegung in den hier scheibenförmigen Teil der Kapsel ein und wendet sich in einer Linksspirale dem Stema zu. Apikal von der Sattelplatte wulstet sich der scheibenförmige Teil der Kapsel vor und geht, leicht links spiralig gebogen, in eine geschweifte, aus festem Chitin bestehende Platte (Figg. 17 und 18 r_1) über. Funktionell scheint mir diese als Schutzplatte für den Embolus zu dienen, wie die Deckplatte bei *Linyphia* oder *Agalena*. Das bisher als Deckplatte bezeichnete Organ gehörte aber stets dem Stema zu (auch bei *Lycosa*), und einen der Deckplatte bei *Lycosa* ähnlichen Teil haben wir auch am Stema bei *Meta*. Eine Deckplatte in unserem Sinne kann diese Platte hier also nicht vorstellen, es besteht dagegen hohe Wahrscheinlichkeit, daß wir ein modifiziertes Retinaculum (r_1) vor uns haben. Ob es mit der weiblichen Epigyne in Verbindung tritt, konnte ich freilich nicht feststellen, und das würde seine Retinaculumnatur ja erst beweisen. Fig. 19 wird unser Bild von der Spermakanalkapsel noch vervollständigen, hier ist nur das modifizierte Retinaculum entfernt. Ich möchte den Blick namentlich auf den basalen Teil der Kapsel lenken. Von der Sattelplatte (*sap*) hatte ich schon gesprochen, aber an diese schließt noch eine weitere Platte an, welche basal von dem oben erwähnten Chitinwulst gelegen ist. Ich vermute, daß sie nur ein Teil einer hier besonders umfangreichen Sattelplatte ist. Auch

von einem Sattel können wir bereits sprechen, es ist der basale Teil der Kapsel, welcher nicht von der Sattelplatte eingenommen wird. Hier geht auch der scheibenförmige Teil der Kapsel unmittelbar in membranöses (der Hämatodochularegion angehörendes) Chitin über. Und im Ruhezustand legt sich die Patina über den Sattel (Fig. 17), im Kopulastadium dagegen wird sie ein wenig davon weggedreht (Fig. 18). Ein Scharniergelenk wird hier nun zwischen Patina und

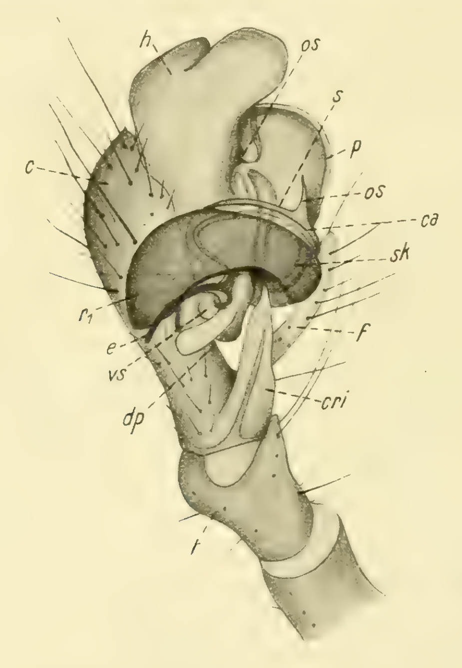


Fig. 18.

Meta segm. Kopulationsapparat des ♂ rechten Tasters in Kopulastellung von der extrorsen Seite. Vergr.: 58.

Kapsel nicht gebildet, infolgedessen ist natürlich auch die Beweglichkeit der Patina viel größer.

Wir gehen nun zu dem einfach gebauten Stema über. Aus der Mitte des mehrfach erwähnten scheibenförmigen Teiles der Spermakanalkapsel erhebt sich der Verbindungsschlauch (Fig. 19 *vs*). Seine membranöse Natur bleibt jedoch nur teilweise gewahrt, und der dem Chitinwulst zugekehrte Teil ist stärker chitinisiert und geht schließlich apikalwärts in eine das Stema kappenförmig deckende Platte über. In letzterer vermute ich ein Homologon der Deckplatte (*dp*) und im basalen Teile ein dem Stützapparat entsprechendes Gebilde. Und

zwar stütze ich mich dabei auf die Verhältnisse bei *Lycosa*. Deckplatte und Stützapparat waren dort als lokale Verdickungen der Stemablase zu erklären.

Aus dem Stützapparat geht nun ein zangenförmiges Organ hervor, dessen basaler Teil den scharf apikal gebogenen, kurzen und spitzen Embolus (*e*) mit darin verlaufendem Spermakanal, und dessen apikaler Teil ein etwa zungenförmiges Plättchen darstellt. Was letzteres mor-

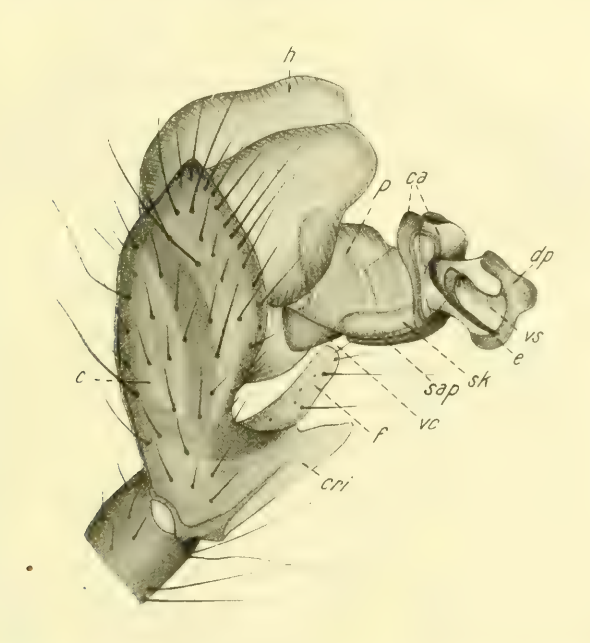


Fig. 19.

Meta segm. Kopulationsapparat des ♂ rechten Tasters, dorsal extrors gesehen. Das modifizierte Retinaculum ist entfernt. Vergr.: 58.

phologisch bedeutet, ist schwer zu sagen, da seine Form keinerlei Rückschlüsse zuläßt und ich die Korrelationen zum weiblichen Organ nicht habe herstellen können. Entweder ist es ein Stemaretinaculum oder aber ein Konduktor. Beide Möglichkeiten haben gleichviel für sich, ich wage hierüber keine Entscheidung zu treffen.

Ich will auch noch darauf hinweisen, daß selbst bei *Meta* die linksspiralige apikal ansteigende Anordnung der Organteile gewahrt geblieben ist. Diese ist besonders schön noch an der Kapsel zu sehen, namentlich aber daran, wie sich aus ihr der Chitinwulst bildet und in das modifizierte Retinaculum fortgeführt wird.

Ein Vergleich des Ruhezustandes (Fig. 17) mit dem Kopulazustand (Fig. 18) läßt uns erkennen, daß letzterer aus dem ersten infolge Blutdrucks und Rechtsaufwindung der im Ruhezustand linksspiralig eingewundenen Tasterblase hervorgeht. Dabei klappt der Apparat herum, und die anfangs distal zeigenden Teile nehmen nun proximale Richtung an. Da der Blutdruck den Verbindungsschlauch ebenfalls schwellt, wird auch der Embolus eine etwas veränderte Lage erhalten.

Zur Vervollständigung der bisher gewonnenen Anschauungen müssen wir nun in die Besprechung der Histologie eintreten.

2. Histologie des männlichen Apparates.

Allgemeine Übersichtsbilder gebe ich von zwei Formen, und zwar von *Linyphia* im Ruhezustand (Fig. 20) und von *Lycosa* während der Kopula (Figg. 21 und 22) Fig. 22 ist als Fortsetzung des Hämatodochateiles von Fig. 21 zu denken.

Betrachten wir zunächst einmal die Chitinwandungen, so finden wir drei verschiedene Chitinsorten ausgebildet, welche sich durch ihre Färbbarkeit unterscheiden:

1. Chitin mit Eigenfärbung oder gelbes Chitin (*gc*), weil es durch die eigene Farbe gelb erscheint.
2. Acidochitin (*ac*), wird von Eosin angefärbt und erscheint daher meist rötlich.
3. Blaues Chitin (*bc*), wird von Delafieldschem Hämatoxylin blau gefärbt.

Das gelbe Chitin ist sehr fest und bildet überall dort die Organwandung allein, wo erhöhte Festigkeit verlangt wird. Vergleiche hierzu die Muskelinsertionsstelle an der Schiffchenbasis bei *Lycosa* (Fig. 21). Besonders schön können wir das gelbe Chitin auch auf der ventralen Schiffchenseite und namentlich an den Alveolusrändern wahrnehmen. Bei der Schwellung der Hämatodocha kommt die Umgebung des Alveolus am leichtesten in Gefahr dem Blutdruck nachzugeben, und das gerade in dieser Gegend besonders stabile gelbe Chitin ist sehr wohl in der Lage, dem entgegenzuwirken.

Überall dort, wo eine normale Festigkeit der Organwandung genügt, haben wir nach außen eine dünne Lage gelben und nach innen eine dickere Lage Acidochitins. Das Acidochitin ist bedeutend weicher und findet sich gewöhnlich nur unter dem gelben Chitin. Aus einer solchen Kombination der beiden Chitinsorten besteht z. B. die dorsale Wand des Schiffchens, der größte Teil der Basalschalen- und Spermakanalkapselwand usw.

Das blaue Chitin wird hauptsächlich zur Bildung relativ dünner Membranen bzw. Blasen verwandt (Gelenkhäute, Hämatodocha, Verbindungsschlauch usw.), ist einfaltbar, aber nicht gerade elastisch. Nur an einer gewissen Stelle der Hämatodocha verdickt sich das blaue Chitin bandförmig und wird elastisch, büßt aber dadurch an seiner

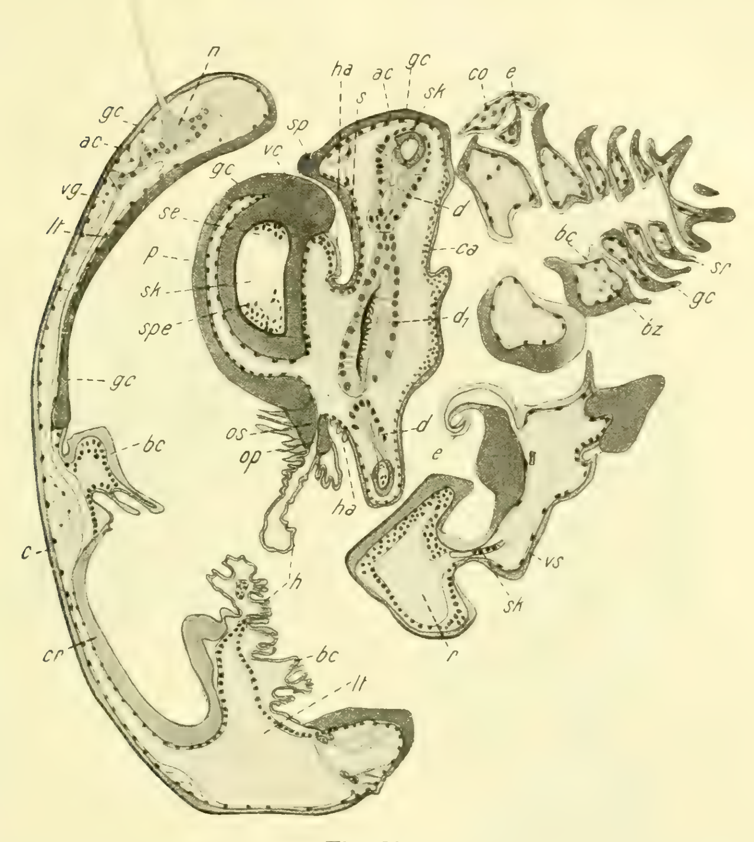


Fig. 20.

Linyphia triang. Kombinierter Schnitt durch den ♂ Apparat im Ruhezustand. Vergr.: 120.

Fähigkeit sich einzufalten einigermaßen ein. Es erscheint dann oft rötlich gefärbt und ist wohl eine besondere Art von elastischem Acidochitin geworden. Bei *Agalena* und *Lycosa* wird der Kern dieser lokalen Verdickung sogar aus gelbem Chitin gebildet, das aber seitlich noch von sich rötlich färbendem Chitin flankiert wird. Wir kennen dieses Gebilde auch schon und nannten es bei *Agalena* und *Lycosa* Chitinretraktor. Auf Grund unserer Schnitte können wir aber erst jetzt dessen Wirkung

voll würdigen. Bei *Linyphia* war morphologisch ein Chitinretraktor nicht zu bemerken gewesen. Unsere in Fig. 20 im Ruhezustande natür-

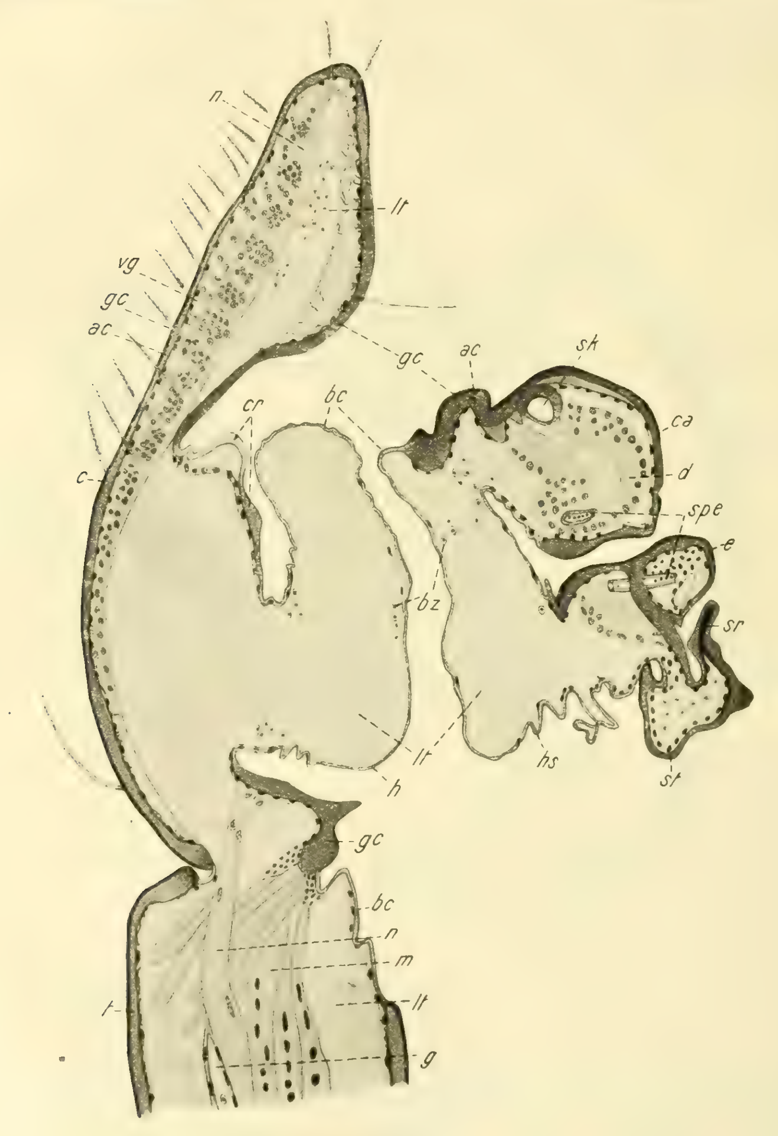


Fig. 21.

Lycosa ament. Schnitt durch den ♂ Apparat im Kopulazustand. Vergr.: 120.

lich in den Alveolus eingesenkte und auf Schnitten bis zur Patina zu verfolgende örtliche Chitinverdickung kann aber gar nichts anderes

sein als ein Chitinretraktor, welcher nur nicht so stark chitinisiert ist, daß er im Oberflächenbild auffällt. Ja, bei *Meta* liegen die Verhältnisse genau so. Das Chitin des Retraktors muß aber außerordentlich elastisch sein und das Bestreben haben, stets in seine Ruhelage zurückzukehren. Kommt der Blutstrom, so bläht sich die Hämatodocha, entgegengesetzt ihrer linksspiraligen Ruhelage, rechtsspiralig auf, der Blutdruck überwindet den Widerstand des Chitinretraktors. Dieser muß seine Ruhelage aufgeben, und die Tasterblase nimmt nun die Form an, wie sie etwa Fig. 2 darstellt. Läßt aber der Blutdruck nach, so wird der übrigens ebenfalls ein wenig spiralig gedrehte Retraktor wie eine Feder zurückschnappen und den nicht elastischen membranösen Teil der

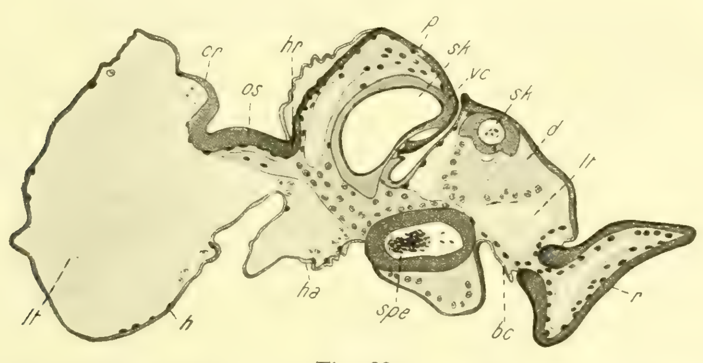


Fig. 22.

Lycosa ament. Schnitt durch den ♂ Apparat im Kopulazustand (Fortsetzung von Fig. 21). Vergr. :12

Hämatodocha mit sich in die Ruhelage zurückziehen. Ein Vergleich der Figg. 20—22 wird das wohl klarlegen. Speziell bei *Linyphia* ist es ja möglich, daß auch das Schiffchenretinulum (Fig. 2 *sre*) den Chitinretraktor bei der Rückkehr in die Ruhelage unterstützt. Daß aber auch ein nur schwach chitinisierter Retraktor diese Arbeit allein verrichten kann, beweist *Meta,* wo auch ein nur auf Schnittbildern sichtbarer Retraktor vorhanden ist. An der Basis zeigt der Chitinretraktor jeweils mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Faltung und geht so unter Vermittlung typischen blauen Chitins in das gelbe Chitin des Alveolusrandes über.

Unter dem Chitin sind überall deutlich die Kerne der Hypodermis sichtbar. Befindet sich der männliche Apparat im Ruhestadium, so erscheinen die Hypodermiskerne im Bereiche der eingerollten Hämatodocha dicht gedrängt, auch das Protoplasma ist als dickere Lage wahrnehmbar. Wird aber die Blase geschwellt, so gibt das Plasma nach

25*

und kleidet auch die aufgetriebene Blase völlig aus, nur daß die Kerne, der starken Oberflächenvergrößerung des Protoplasmas entsprechend, nunmehr ziemlich verstreut liegen. Die Verhältnisse sind hier überall die gleichen, und zur Erläuterung des Kopulastadiums von *Linyphia* kann ohne weiteres die Abbildung desselben von *Lycosa* dienen (Figg. 21 und 22).

Auf dem dorsalen Schiffchenteil ist unter der Hypodermis meist noch ein vakuoläres Gewebe (*vg*) ausgebildet, das distal auch ventral mitunter entwickelt ist. Nach dem Inneren des Schiffchens wird dieses Gewebe durch einen scharf geschiedenen, mächtigen und das ganze Schiffchen durchziehenden lakunären Blutraum abgegrenzt (Lacuna tarsi (Wagner) (*lt*). Dieser Blutraum setzt sich einerseits in die Tasterglieder, andererseits aber in die Hämatodocha fort und von da in alle übrigen apikal gelegenen Organteile, so daß wir sogar in der Chitinspirale von *Linyphia* Blutzellen (*bz*) antreffen können. Bei *Lycosa* (Fig. 21 *g*) und *Agalena* kann man ein in der Tibia endigendes zuführendes Gefäß feststellen, rückwärts nach dem Körper zu fließt das Blut in Lakunen. Muskulatur (*m*) findet sich, mit Ausnahme der Insertionsstellen an der Schiffchenbasis, im Schiffchen und dem übrigen Kopulationsapparat nicht. Ein Nerv (*n*) läßt sich deutlich bis zur Schiffchenbasis verfolgen, scheint sich dann aber im vakuolären Gewebe aufzulösen, um im Bereiche der Sinneshaare dorsal als gangliöses Nervengewebe wieder aufzutreten. Die Ganglienzellen sind bei *Lycosa* dorsal so stark entwickelt, daß sie sogar das vakuoläre Gewebe zurückdrängen und sich nur noch unmittelbar unter der Hypodermis große Vakuolen vorfinden. Schließlich ist noch zu betonen, daß jedes Sinneshärchen mit dem Nerven in Verbindung steht. Auch Pigment findet man an den verschiedensten Stellen nicht nur des Schiffchens, sondern auch des übrigen Apparates vor.

Wir wenden uns nun der Basalschale zu und sehen im Schnitt den Typus der geschlossenen mit besonderer Hämatodochula versehenen (Fig. 20), sowie den Typus der offenen Patina ohne eigentliche Hämatodochula (Fig. 22). Dementsprechend hatten wir bei *Linyphia* und *Agalena* ein Orificium patinae (*op*), bei *Lycosa* und *Meta* dagegen ein solches nicht. Auch das nach dem Chitinretraktor hinziehende an der Patinabasis befestigte und meist dreieckige Chitinstück (*os*) zeigen die Schnitte. Die gegenseitige Wirkung von Sattel (*s*) und Chitinwall (*vc*), den in dieser Gegend nur kurzen Hämatodochulaschlauch und die dadurch bedingte scharniergelenkartige Bewegung führen uns die Schnitte ebenfalls noch einmal recht deutlich vor Augen. Und dann

sieht man hier, wie grundsätzlich gleich die beiden Basalschalen gebaut sind, es braucht ja nur bei *Lycosa* ein halbringförmiger Teil der Hämatodocha in der Nähe der Patinabasis stärker zu chitinisieren, wodurch sogleich ein Orificium patinae und damit eine geschlossene Basalschale gebildet würde.

Am Chitinwall endigt nun das blindgeschlossene Ende des Spermakanals, und zwar erscheint der Kanal ganz innig mit diesem verbunden. Wie aus der Ontogenese (Wagner 1886) hervorgeht, muß man sich den Kanal als Einstülpung der äußeren Kapselwand entstanden denken, worauf ja auch der den Kanal allseitig umgebende Epithelbelag hindeutet. Gestützt wird diese Auffassung weiterhin dadurch, daß bei *Lycosa* die nach dem Lumen zeigende Kanalwandung aus einer dünnen Lage gelben Chitins und die nach dem Patinainneren gerichtete aus Acidochitin besteht. Bei *Agalena* und *Lycosa* ist besonders bemerkenswert, daß die Basis des Spermakanals, soweit sie in der Basalschale verläuft, schwächer chitinisiert erscheint als z. B. in der Kanalkapsel. An günstigen Präparaten kann man dies bereits bei der morphologischen Untersuchung feststellen (Fig. 9 und 14—16). Den Zweck dieser Einrichtung stelle ich mir so vor, daß der Blutdruck auf einen solchen schwächer chitinisierten Teil leichter einwirken und so die Spermatozoen aus dem Kanal heraustreiben kann.

Der Kanal tritt nun in die Kanalkapsel ein, macht die früher beschriebenen Windungen und wendet sich dem Verbindungsschlauch bzw. der Stemablase zu. Stets ist er von Hypodermis umgeben, welche aber im Bereiche der Kanalkapsel zu einer Drüse (*d*) umgebildet ist. Diese begleitet also den Kanal auf seinem ganzen Wege in der Kapsel, und das gewöhnliche Hypodermisepithel bleibt nur am basalen Teil des Kanals erhalten. Ihr Sekret ergießt sie stets durch eine große Zahl von in der Kanalwand befindlichen Poren in den Kanal (Meatus sanguinis Wagners). Bei allen hier untersuchten Arten (Figg. 23—25) können wir feststellen, daß der der Drüse zugekehrte Teil der Kanalwandung bedeutend schwächer entwickelt und gegenüber der übrigen Wandung eingerückt ist. Und nur in diesem eingerückten Teile sind Poren ausgebildet. Nach dem Kanallumen zu ist die Begrenzung des eingerückten Teiles scharf wie die des übrigen Kanales, nach der Drüse zu dagegen ziemlich unscharf, erscheint oft mehr oder weniger deutlich aufgefasert und geht auch in hyalines Chitin über.

Bei *Linyphia* (Fig. 23) bildet sich eine Art Sammelkanal, und dieser ist erfüllt von schichtweise vorgelagertem Chitin. Die chromatinhaltigen, meist ovalen Kerne liegen an der äußeren Grenze der Drüse.

Im Plasma sind ein feines Netzwerk und zahlreiche mehr oder weniger große Vakuolen zu beobachten. Ein Porus (*po*) in der Spermakanalwandung ist im Schnitt getroffen. Bei *Lycosa* (Fig. 24) ist die Auffaserung des Chitins nach der Drüse zu am deutlichsten, und die zwischen den Poren gelegenen Chitinteilchen verjüngen sich nach der Drüse zu,

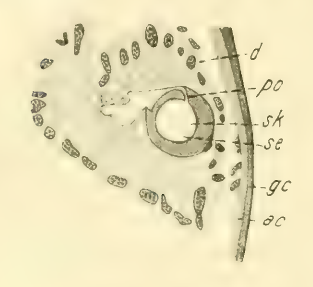


Fig. 23.
Linyphia triang. ♂. Schnitt durch Spermakanal nebst Drüse. Vergr.: 288.

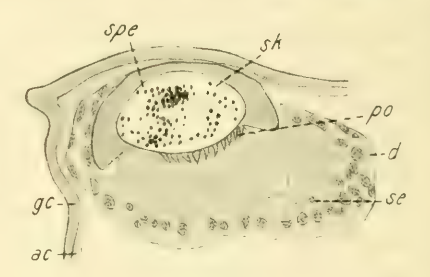


Fig. 24.
Lycosa ament. Drüse im ♂ Apparat. Vergr.: 288.



Fig. 25.
Agalena sim. Drüse im ♂ Apparat, während der Kopula konserviert. Vergr.: 88.

nehmen also zäpfchenförmige Gestalt an. Im Drüsenplasma kann man neben wenigen Vakuolen ein sehr feines und dichtes Netzwerk und die meist runden Kerne wahrnehmen. In einer dieser Vakuolen befindet sich auch ein blaßgefärbtes Sekrettröpfchen (*se*). Fig. 25 stellt die gleiche Drüse in schwächerer Vergrößerung in vollster Tätigkeit bei einem während der Kopula konservierten Männchen von *Agalena* dar. Der Kanal ist etwas im Längsschnitt getroffen. Aus den langgestreckten und sehr großen Vakuolen ist das Sekret bis auf wenige

zurückgebliebene Tröpfchen in den Kanal entleert worden. Die Mehrzahl der Spermatozoen (*spe*) hat sich in der Nähe der zahlreichen Drüsenporen angesammelt, und auch hier kann man nach der Drüse zu eine Auffaserung des Chitins beobachten; denn die Poren befinden sich nur in dem nach dem Kanallumen zu gelegenen gelben Chitin und setzen sich nicht in das nach der Drüse zu gerichtete hyaline Chitin fort. Dieses muß vielmehr ohne weiteres von dem Sekret durchsetzt werden können.

Von der mir zugänglich gewordenen Literatur habe ich über die Histologie dieser Drüse Angaben nur bei BERTKAU (1884) gefunden. Er hat *Segestria bavarica* untersucht und bildet auch einen Schnitt durch den noch sehr einfachen Apparat ab. Anatomisch hat er, glaube ich, die Drüse richtig beschrieben, nur sind die Folgerungen, welche er zieht, unrichtig. Auch den drüsenartigen Charakter hat er noch nicht erkannt, die Vakuolen hält er für Bluträume und glaubt, daß Blut unmittelbar durch die Drüsenporen hindurchtritt und so die Spermatozoen herausgetrieben werden. Auch WAGNER (1886) ist ja noch der gleichen Auffassung und bezeichnet die Drüsenporen als Meatus sanguinis. WAGNER spricht ferner von einer Schiffchendrüse (Glandula tarsi). Ich kenne nun zwar die WAGNERsche Arbeit nur durch zwei Referate (Zoologischer Jahresbericht [1886] und WESTBERG [1900]), glaube aber sicher, daß er die betr. Spinne im Ruhezustand untersucht hat und daher irrtümlich die Drüse dem Schiffchen zuzählt.

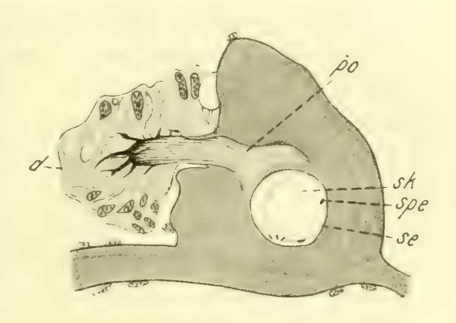


Fig. 26.

Linyphia triang. Drüse an der Basis des Samenkanals. Längsschnitt mit Einmündungsstelle in den Kanal. Vergr.: 288.

Lediglich bei *Linyphia* findet sich noch eine zweite Drüse (d_1) von höchst eigenartigem langgestreckten Bau. Entgegen den bisher beschriebenen Drüsen mündet sie nur an einer einzigen Stelle in den Spermakanal und zwar dort, wo die Kanalbasis in die Kapsel übertritt (Fig. 26 stärker vergrößert). Die Wandung des Spermakanals ist hier von eigentümlichem streifigen Chitin durchbrochen, das so einen Porus bildet. Dieses streifige Chitin zieht nun als gewundener Stab weit in das Lumen der Kapsel hinein, und um ihn legt sich allseitig die Drüse herum, so daß wir sie noch auf vielen Schnitten als scheinbar mit dem

Samenkanal nicht zusammenhängendes Gebilde antreffen (z. B. Fig. 20 d_1). Ich habe lange geschwankt, wie ich das streifige Chitin deuten sollte, aber nach Vergleich mit ähnlichen Bildungen im weiblichen Organ kann kaum noch ein Zweifel bestehen, daß das streifige Aussehen durch feine Röhrchen erzielt wird. Die Kerne sind nahe der Außenseite der Drüse gelegen und haben meist längliche Gestalt. Im Plasma treten zahlreiche Vakuolen und ein von dem von Röhren durchsetzten Chitin ausgehendes Faserwerk auf. Letzteres wird von Delafieldschem Hämatoxylin stark gebläut, es ist dies wohl Drüsensekret. Die Sekrettröpfchen im Kanal sind nun freilich blaß gefärbt, doch wäre es ja möglich, daß das Sekret seine Eigenschaften ändert, sobald es mit der Luft in Berührung kommt.

Auf mikroskopischen Totalpräparaten scheint es, als ob die Chitinspirale bei *Linyphia* am äußeren und inneren Rande noch durch besondere Verdickungen widerstandsfähiger gemacht wäre. Dies ist ja auch der Fall, die Totalpräparate führen uns leicht zu der falschen Anschauung, daß besondere spangenähnliche Spiralfäden die Ränder der Spirale begrenzen. Schnittbilder geben aber darüber Rechenschaft, daß die Spirale in sich nicht ganz gleichmäßig chitinisiert ist. Das heißt, die Dicke des Chitins ist überall gleich, aber die Struktur ist verschieden. An den Rändern haben wir Chitin, das gelb erscheint und sich nicht gefärbt hat, also Chitin mit Eigenfärbung, das Chitin zwischen den Rändern färbt sich aber mit Hämatoxylin Delafield blau, steht also dem membranösen Chitin nahe (vgl. hierzu Fig. 20). Ähnliche Verhältnisse hatten wir schon einmal beim membranösen Verbindungsstück zwischen Retinaculum und Spermakanalkapsel. Dadurch war ein geringes seitliches passives Bewegen des Retinaculums ermöglicht. Und nun hier bei der Chitinspirale haben wir wieder außen festeres und innen membranöses Chitin. Freilich mutatis mutandis: die Spirale soll sich hier nicht etwa seitlich vom Stützapparat oder der Deckplatte ausbiegen lassen, sie soll aber in sich elastisch sein, also apikal-basal sich ein wenig ineinanderschieben oder auseinanderziehen lassen. Wir können sie daher nicht mit einer starren Schraube vergleichen, wohl aber mit einer elastischen Spiralfeder.

Den allgemeinen Bau des männlichen Apparates kennen wir nun, von seiner Funktion aber erst einen kleinen Teil. Bevor wir ihn aber mit der Epigyne in Beziehung setzen können, müssen wir uns auch noch eingehender mit dem weiblichen Apparat beschäftigt haben.

B. Beschreibung des weiblichen Apparates und seine Beziehung zum männlichen Begattungsorgan.

Während der männliche Apparat in der vorhandenen Literatur im wesentlichen vom systematischen Standpunkte betrachtet wird, haben wir vom weiblichen Organ einige modernere mehr oder weniger rein morphologische Arbeiten, so daß wir ziemlich weitgehend über den weiblichen Kopulationsapparat unterrichtet sind. Aus diesem Grunde hatte ich ursprünglich auch gar nicht die Absicht, mich eingehender mit diesem zu beschäftigen. Aber schon bei der Nachuntersuchung der von anderen Forschern gewonnenen Resultate bemerkte ich, daß einige Ergänzungen, zum Teil auch Richtigstellungen, sehr wohl am Platze seien.

Abgesehen von den im folgenden erwähnten neueren Arbeiten bieten die älteren Autoren kaum etwas nennenswertes, und es hat keinen Zweck, deren Irrtümer auch hier getreulich der Nachwelt zu überliefern. Einen geschichtlichen Überblick finden wir sowohl bei v. Engelhardt (1910), als auch bei Järvi (1912). Für uns haben wirkliche Bedeutung nur die Arbeiten Järvis (1908 und 1912) und v. Engelhardts (1910). Järvi hat bei Lycosiden (1908) und Sparassiden (1912) versucht, komplizierte weibliche Apparate auf einfache Verhältnisse zurückzuführen und die gewonnenen Resultate systematisch und morphogenetisch verwertet. Soweit es mir im engen Rahmen der vier von mir untersuchten Arten möglich ist, werde ich mich mit der Järvischen Hypothese noch auseinanderzusetzen haben.

Meine Untersuchungen habe ich im allgemeinen auf den eigentlichen Kopulationsapparat beschränkt, welchen Järvi als Vaginalorgane bezeichnet.

Da aber die Kopulationsorgane stets in gewissen Beziehungen zur Vagina stehen, sei es durch einen besonderen Gang oder durch rinnenförmige Bildungen, so müssen wir uns wenigstens prinzipiell über die Stellung der Vagina zum Begattungsapparat im Klaren sein. Wir können da irgend einen Typus herausgreifen, denn bei den hier behandelten Arten herrschen überall gleiche Verhältnisse. Betrachten wir eine Spinne von der Ventralseite, so finden wir im vorderen Drittel eine quer gestellte Spalte, über der nach vorn zu die Epigyne gelegen ist. Die Spalte hat Menge R i m a t r a n s v e r s a v a g i n a e (*rv* Fig. 35 z. B.) genannt. Stets steht sie in bestimmten Beziehungen zum Atemapparat, ist aber andererseits auch die Eingangsöffnung in die Vagina, die v. Engelhardt auch als Uterus externus bezeichnet. Nach innen setzt sich die Vagina weiterhin in den sogenannten Uterus internus

fort, den erweiterten Teil der vereinigten Ovidukte. Andererseits senkt sich aber von der Querspalte noch eine Tasche in das Körperinnere ein (Nebentasche v. ENGELHARDTS).

Der etwas schematisierte und kombinierte Schnitt (Fig. 27) zeigt diese Verhältnisse von *Lycosa amentata*. Wir sehen die breite Rima (*rv*) teilweise vom Begattungsapparat überdeckt und von ihr ausgehend einmal die Vagina (*v*) mit Ovidukt (*od*) und dann die Nebentasche (*nt*). Letztere steht in direkter Verbindung mit dem Lumen der Fächertracheen, bei manchen Arten allerdings nur am äußersten Rande. Bei stärkerer Vergrößerung kann man an einzelnen Präparaten eine eigentümliche Kutikularbildung wahrnehmen, welche große Ähnlichkeit mit einem sehr feinen Tracheenspiralfaden aufweist. Es kann also kein Zweifel sein, daß diese Nebentasche mit dem Geschlechtsleben in keiner Beziehung steht, sondern bei der Atmung eine meines Wissens nicht geklärte Rolle spielt; denn ein Stigma ist meist außerdem noch vorhanden. Die Verhältnisse, wie ich sie eben skizziert habe, gelten auch für die drei anderen Formen. v. ENGELHARDT gibt einen ähnlichen Schnitt von *Meta segmentata* auf S. 40 und von *Linyphia triangularis* auf S. 63.

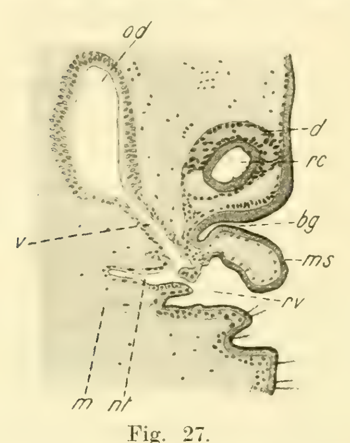


Fig. 27.

Lycosa ament. Schnitt durch die ♀ Vaginalorgane, etwas schematisiert. Vergr.: 88.

Nach vorn über der Rima ist also der Kopulationsapparat gelegen, welcher natürlich bei den einzelnen Arten stark modifiziert erscheint. Fig. 27 zeigt ferner den Begattungsgang (*bg*), das Receptaculum seminis (*rc*) und die Receptaculumdrüse (*d*). Nun wird aber oft noch eine Verbindung hergestellt zwischen Kopulationsapparat und Vagina, damit die Spermaelemente aus dem Receptaculum in die Vagina gelangen können. Mitunter findet sich eine solche Verbindung als vom Receptaculum ausgehender Befruchtungskanal, bisweilen ist aber auch nur eine offene Rinne vorhanden, welche dann an der Eingangsöffnung des Begattungsganges beginnt und nach der Vagina hinzieht.

Keine der hier behandelten Formen stellt aber einen wirklichen einfachen Typus dar, wie er in *Segestria* oder *Tetragnatha* u. a. (vgl. v. ENGELHARDT) verkörpert ist. Bei *Segestria* z. B. öffnen sich die fünf Receptacula unmittelbar in die Vagina und haben keine weitere

Öffnung nach außen, müssen also als Derivate der Scheide angesehen werden. Und auf Grund dieser Tatsache hat nun Järvi eine hypothetische Urform konstruiert, eine Vagina mit zwei seitlichen Divertikeln, den ursprünglichen Receptaculis. Ich lasse Järvi (1912 S. 10) im folgenden selbst reden:

»Wir wollen annehmen, daß die als Divertikel der Scheide ansitzenden Receptacula ihre Mündungen nach der Scheidenöffnung bis zum Rande derselben verschoben haben. Ferner wollen wir annehmen, daß die so am Rande der Scheidenöffnung sitzenden Mündungen der Receptacula sich in sagittaler Richtung zu Spalten ausdehnen. Diese Spalten setzen sich an der Körperoberfläche als nach vorn laufende Furchen fort. Diese Furchen stellen in das Innere des Körpers eingesunkene Falten der Körperoberfläche dar. Im Folgenden werde ich sie deshalb epigyneale Falten nennen.«

»Durch die oben erwähnten hypothetischen Veränderungen wird der vor der Scheidenöffnung liegende Teil der Körperoberfläche, die Epigyne, bei der Grundform des Vaginalsystems der Lycosiden durch ein Faltenpaar, das vom Rande der Scheidenöffnung etwas konvergierend nach vorn verläuft, charakterisiert, während die Receptacula bei dieser Grundform an der vorderen (ventralen) Scheidenwand, am Rande der Öffnung der Scheide befestigt sind.«

»Aus dieser Grundform des Vaginalsystems der Lycosiden ist es mir mit Hilfe der Annahme von Ausstülpungen, Überbrückungen, Verschiebungen, Abschnürungen und Verwachsungen der Falten, welche Bildungsarten der Organe aus der Entwicklungsgeschichte der Tiere allgemein bekannt sind und die ich als Nebenhypothese angewandt habe, gelungen, jedes von mir untersuchte Vaginalsystem der Lycosiden einfach morphogenetisch abzuleiten (l. c. 1905, 1908).«

»Das Vaginalsystem besteht also nach meinen Untersuchungen, außer der Vagina und den schlauchförmigen Receptacula, aus einer Epigynebildung, die als Variationen und Derivate eines länglich laufenden Faltenpaares am vorderen Rande der Scheidenöffnung aufgefaßt werden kann.«

Järvi leitet nun aus der hypothetischen Urform die weiblichen Paarungsorgane einer großen Anzahl von Lycosiden und Sparassiden ab. Ich habe ja nur eine einzige *Lycosa* untersucht, und es wäre eine Vermessenheit, wollte ich mir nun ein Urteil über die Järvische Hypothese erlauben. Gleichwohl möchte ich hervorheben, daß der Hypothese kein Abbruch dadurch getan wird, daß die morphologischen Resultate meiner Untersuchung sich nicht völlig mit denen Järvis decken; denn die epigynealen Falten als solche bleiben auch in meinem Bilde erhalten.

Meta segmentata Cl.

Der einzige Autor, der nicht nur den äußeren Teil des Apparates dieser Art bespricht, ist v. ENGELHARDT. Seine Angaben kann ich bestätigen, muß sie aber in manchen Teilen vervollständigen. In Fig. 28 blicken wir von der Ventralseite auf die Epigyne. Nach vorn von der Rima transversa vaginae (*rv*) ist eine viereckige Chitinplatte, ventrale Epigynealplatte (*ep*), und jederseits daran anschließend eine rundliche Chitinvortreibung gelegen. Unter diesen Chitinvortreibungen befinden sich die kugeligen Receptacula seminis (*rc*),

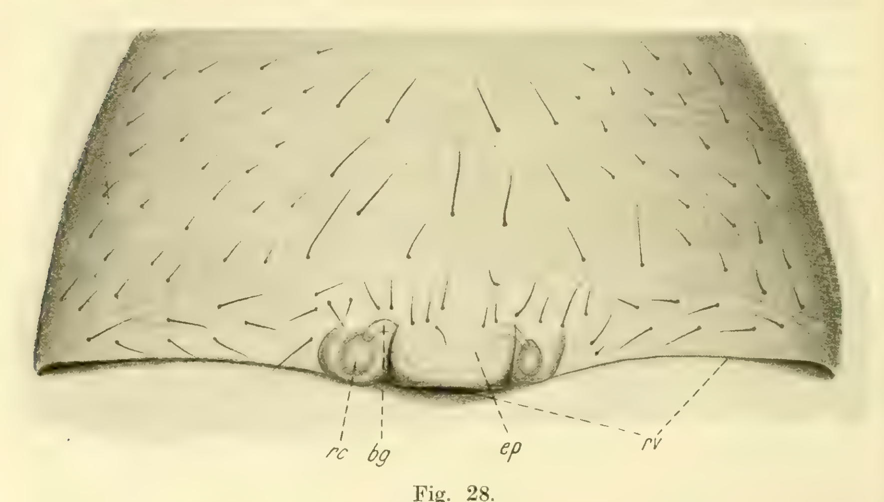


Fig. 28.

Meta segm. ♀ Kopulationsapparat von der Ventralseite. Vergr.: 57.

in die nach vorn zu ein kurzer und wenig gekrümmter Begattungsgang (*bg*) einmündet. Receptacula und Begattungsgang haben das Aussehen einer Retorte.

In Fig. 29 ist der weibliche Apparat aus dem Körperverbande gelöst, und wir erblicken ihn nun von hinten, von der Rima aus, dabei ist die Vagina (*v*) selbst noch von der vorderen Wand der Nebentasche (nt_1) vedeckt. Die Epigynealplatte setzt sich dorsalwärts (in Fig. 29 also nach unten) in einen zapfenartigen Chitinwulst fort, den wir vorläufig einmal als Mittelstück (*ms*) bezeichnen wollen. Seitlich von diesem Zapfen finden sich rinnenförmige Vertiefungen, welche ventral an der Ausmündung des Begattungsganges beginnen und dorsal nach der Vagina hinziehen. Sie sind physiologisch nichts anderes als Befruchtungsrinnen (*br*), d. h. sie haben bei der Befruchtung

die aus den Receptaculis austretenden Spermaelemente der Vagina zuzuleiten. Morphogenetisch sind die Befruchtungsrinnen als epigyneale Falten der JÄRVIschen Hypothese anzusehen.

Epithel bekleidet natürlich überall das Chitin der Epigyne- und Receptaculabildungen, an gewissen Stellen der Receptacula differenziert sich aber das Epithel zu Drüsen. Eine solche Drüse ist nun auch am Receptaculum von *Meta* vorhanden, und zwar befindet sie sich lediglich im Bereiche des Receptaculums auf der der Medianlinie entgegen gesetzten Seite. An einer bestimmten Stelle des im Inneren oft mit Zacken versehenen Receptaculums ist die Wandung von feinsten Röhrchen durchsezt, und an einer Stelle der Fig. 30 kann man erkennen, daß mehrere dieser Röhrchen sich in eine Vakuole fortsetzen. Im Plasma selbst sind mehrere größere und kleinere Vakuolen beobachtbar, und das Plasma zeigt eine feine Faserung, welche noch unendlich feiner ist als es die Abbildung wiedergibt. Die Kerne sind bald eiförmig, bald langgestreckt und sehr chromatinreich, wie ja alle diese Drüsenkerne.

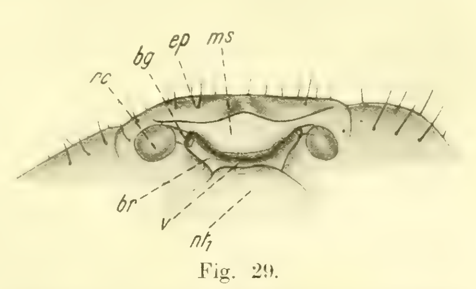


Fig. 29.

Meta segm. ♀ Kopulationsapparat, nach Entfernung des hinteren Teiles der Spinne von hinten gesehen. Oben in der Abbg. entspricht der Ventralseite. Vergr.: 58.

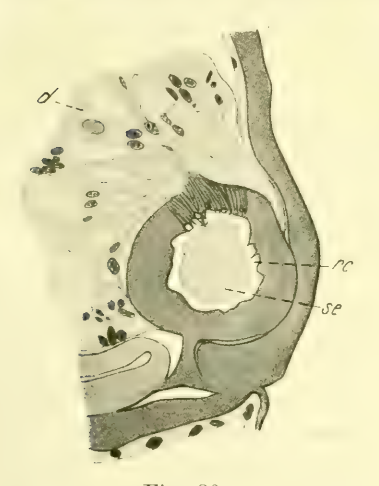


Fig. 30.

Meta segm. Schnitt durch ein ♀ Receptaculum mit Drüsenmündung. Vergr.: 288.

Welche Beziehungen zwischen weiblichem und männlichem Apparat hier herrschen, vermag ich nicht genauer anzugeben, da ich bei der kurzen Kopuladauer geeignete konservierte Präparate nicht habe erhalten können. Ich glaube aber beobachtet zu haben, daß der Embolus eingeführt wird und die übrigen männlichen Teile in keine direkte Beziehung zur weiblichen Epigyne treten. Vielleicht wird auch einer der am Schiffchen befindlichen Fortsätze in die Rima transversa geschoben, genauer habe ich dies aber nicht sehen können. Der Zeitraum

der Kopula ist ja bei *Meta* nur kurz, und selten hat man die Tiere in einer der Lupenbeobachtung günstigen Lage. Außerdem ist das Objekt auch noch recht klein.

Bei der Beobachtung der Kopulation hatte ich noch einen Eindruck gewonnen, der allerdings fast mehr eine Vermutung ist. Es sah nämlich fast so aus, als ob der Embolus unter den zapfenartigen Chitinwulst (*ms*) geschoben wurde, also gar nicht in unmittelbare Nähe der Begattungsgänge gebracht wurde. Aber ich kann mich geirrt haben, und trotz verschiedentlicher Bemühungen hatte ich nie wieder ein Pärchen in so günstiger Beobachtungslage. Möglich wäre es schon; denn bei *Meta* wird bei einer Kopula nur ein Taster gebraucht. Und da der Chitinwulst nur ventral mit der Deckplatte verwachsen ist, wird dadurch eine besondere nach vorn zu gelegene tiefe ventrale Querrinne gebildet, welche wohl in der Lage ist, das Sperma den Begattungsgängen und Receptaculis zuzuführen. Aber wenn dem wirklich so wäre, so hätten wir hier einen von den anderer Arten vollständig abweichenden Begattungsmodus, und ich möchte daher schon aus diesem Grunde ein Fragezeichen hinter meine Beobachtung setzen.

Bedeutend weiter differenziert ist bereits das weibliche Organ von

Lycosa amentata Cl.

Järvi (1905/07) hat die Lycosiden genauer untersucht, darunter auch die vorgenannte Art. Die systematischen Arbeiten kann ich um so eher außer Acht lassen, da sie meist nur das Äußere berücksichtigen.

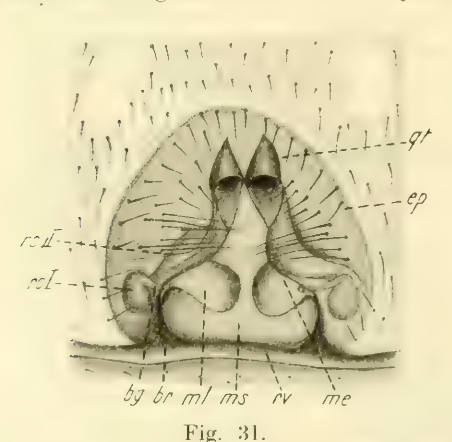


Fig. 31.

Lycosa ament. Kopulationsapparat des ♀ von der Ventralseite. Vergr.: 73.

Auf der Ventralseite erhebt sich nach vorn von der Rima transversa (Fig. 31 *rv*) und zwischen den beiden Stigmen ein ungefähr fünfeckiges stärker chitinisiertes Gebilde, welches sich über das umgebende Chitin ein wenig vorwölbt, die Epigynealplatte oder Epigyne (*ep*). Nach der Rima zu biegt sie beiderseits medianwärts scharf nach vorn um und schließt kopfwärts zwischen sich ein schwächer chitinisiertes spindelförmiges Stück ein, das nach der Rima zu in ein eigentümlich

gestaltetes, fast bohrergriffähnliches Chitinstück (*ms*) übergeht. Morphologisch entspricht letzteres wahrscheinlich dem zapfenartigen Chitinwulst bei *Meta*, nur daß die epigynealen Falten und dadurch auch das Mittelstück sich weiter ventralwärts verschoben bzw. ausgebreitet haben. Auf der Epigynealplatte sind kopfwärts beiderseits der Medianlinie je eine Quertasche (*qt*) von beinahe pantoffelförmiger Gestalt gelegen. Järvi spricht die Taschen als Reste epigynealer Falten an, ich möchte mich dieser Auffassung anschließen. Zwischen den beiden Quertaschen beginnt nun das oben schon erwähnte spindelförmige Stück, welches beiderseits an die stärker chitinisierte Epigynealplatte anschließt und nach hinten median als schmaler Wulst in den stark chitinisierten Teil des bohrergriffähnlichen Mittelstückes (*ms*) übergeht. Jederseits von der Medianlinie ist das Mittelstück muldenartig ausgehöhlt, und diese Mulden (*ml*) verbinden sich ebenfalls median- und kopfwärts mit dem spindelförmigen Stück. Der zwischen Mittelstück und spindelförmigem Stück verlaufende Muldenrand ist nur durch eine dünne Membran (*me*) mit der hier stark geschweiften Epigynealplatte verbunden. Diese Membran erstreckt sich aber nur bis zum Beginn des Begattungsganges, und von hier an nach der Rima transversa zu ist also das bohrergriffähnliche Mittelstück nicht mehr mit der Epigynealplatte verwachsen, so daß dazwischen eine tiefe Furche, eine Befruchtungsrinne (*br*) vorhanden ist. Bei der Befruchtung muß das Sperma wieder den Begattungsgang rückwärts passieren, da eine andere Kommunikation mit der Vagina nicht möglich ist. Es kann nun durch die Befruchtungsrinne ohne weiteres in die Vagina geleitet werden. Auf unserem Schnitt, Fig. 27, ist die Befruchtungsrinne nicht getroffen, man kann sich aber leicht vorstellen, daß auf einem der nächsten Schnitte (das Epithel deutet ja in Fig. 27 bereits darauf hin) vom Begattungsgang aus ein Durchbruch nach der Vagina erfolgt, welcher sich dann zu einer offenen Rinne erweitert. Etwas ist die Rinne doch weiter differenziert als bei *Meta*, insofern als sie bereits beginnt, sich dem geschlossenen Befruchtungskanaltypus zu nähern, wie wir ihn später bei *Agalena* finden werden.

Wir wenden uns nun dem inneren Bau zu. Ein kurzer schräg dorsal verlaufender und wenig gebogener Begattungskanal (*bg*) führt jederseits in ein eiförmiges primäres[1] Receptaculum (*rc I*), an

[1] v. Engelhardt (1910) bezeichnet deutlich voneinander abgehobene Teile eines Receptaculums als primär, sekundär usw., dergestalt daß der primäre Samenbehälter in direkter Beziehung zum Begattungskanal steht und der Reihe nach sekundäres und tertiäres Receptaculum folgt.

das ein zweites langgestrecktes und birnenförmiges sekundäres Receptaculum (*rc II*) anschließt.

Jedes dieser beiden Receptacula ist durch eine besondere Drüse ausgezeichnet, die aber beide durch die Lokalisation ihrer Ausführgänge auf ein besonderes Feld charakterisiert sind. Beginnen wir mit der Drüse, welche vorn fast am Ende des sekundären Receptaculums auf der von der Mediane abgekehrten Seite in das birnenförmige Receptaculum mittels eines einzigen Porus mündet (Fig. 32). Die Recep-



Fig. 32.
Lycosa ament. Schnitt durch sekundäres Receptaculum nebst Drüse. Vergr.: 288.

Fig. 33.
Lycosa ament. Schnitt durch primäres Receptaculum nebst Drüse. Vergr.: 288.

taculumwand wölbt sich ein wenig an dieser Stelle nach außen vor, und innerhalb dieser kegelförmigen Vorwölbung teilt sich der Porus in wenige feine Gänge auf, welche, wie die Abbildung zeigt, unmittelbar in große Vakuolen führen. Die Kerne liegen im Plasma verstreut, besonders gedrängt aber am Drüsenrand. Die innere Wand des Receptaculums ist glatt, und wir sehen darin einen Klumpen von zahlreichen in Sekret eingebetteten Spermatozoen.

Die zweite Drüse (Fig. 33) mündet in das primäre Receptaculum auf der der Mediane zugekehrten Seite, unmittelbar über der Kommunikationsstelle von Begattungsgang und primärem Receptaculum. Wir dürfen uns nicht dadurch beirren lassen, daß scheinbar die Drüsengänge von Fig. 32 und 33 von ein und derselben Seite einmünden; denn Fig. 32 ist der rechten und Fig. 33 der linken Hälfte des Kopulationsorganes entnommen.

Eine Anzahl feinster Röhrchen durchbrechen nun an der oben präzisierten Stelle die Receptaculumwand und ragen sogar noch ein Stück in dieses hinein. Aus den Röhren ist Sekret herausgetreten, und um diesen Sekretpfropf haben sich Spermatozoen angesammelt. Dies läßt uns die Bedeutung der Drüse als Nährorgan zweifelsfrei erscheinen. Die innere Wandung dieses Receptaculums ist mit vielen Zacken versehen, die vielleicht den Zweck haben, die Spermatozoen zurückzuhalten. Nach der Drüse zu kann man eine Fortsetzung der feinen Röhren in Vakuolen nicht wahrnehmen, wie denn überhaupt nur ganz wenige kleine Vakuolen vorhanden sind. Die Drüse hat offenbar eben erst mit der Sekretion begonnen, und es ist daher noch keine Vakuolenbildung aufgetreten.

Järvi sind meiner Meinung nach bei der morphologischen Bearbeitung hier einige Irrtümer unterlaufen. Er hält die muldenförmigen Vertiefungen für die Einführungsöffnungen in das Receptaculum und läßt sie auf seinen Abbildungen in voller Breite ins Receptaculum übergehen, auch kennt er jederseits nur ein einziges Receptaculum. Es soll dieses einen schlankeren Stiel und einen rundlichen Kolben besitzen, und das von mir als Mulde bezeichnete Gebilde soll die Basis des Receptaculums sein. Das kann ich nicht anerkennen. Die Mulde hat mit dem Receptaculum nichts zu tun, und das Receptaculum besteht aus einem retortenförmigen (Begattungsgang + Rec. I) und einem birnenförmigen Teile (Rec. II).

Dagegen habe ich gegen die Folgerungen, welche Järvi (1908) über die epigynealen Falten zieht, nichts einzuwenden. Darnach wären die Befruchtungsrinnen und Mulden einerseits und die Quertaschen andererseits Reste von epigynealen Falten. *Meta* gegenüber können wir also eine ganz bedeutende Fortentwicklung konstatieren.

Bei *Lycosa amentata* bin ich zum ersten Male in der Lage die Beziehungen zwischen Männchen und Weibchen an einem einwandfreien Präparat mit Sicherheit klarzulegen (Fig. 34). Ausnahmsweise habe ich hier den linken in die linke Epigynehälfte eingeführten Taster zur Darstellung bringen müssen, weil sämtliche derartigen Präparate zufällig gerade linke Taster und Epigynehälften waren.

Daß der Embolus tatsächlich in das weibliche Receptaculum eingeführt wurde, war schon durch Bertkau (1889) bekannt, welcher bei *Argenna pallida*, *Oxyptila nigrita*, *Cryphoeca arietina* und *Nephila pilices* im weiblichen Apparat bei der Kopula abgebrochene Teile des männlichen Apparates vorfand. Bei der letzten Art fand Bertkau bei über 50% der durchmusterten Weibchen solche »Begattungszeichen«.

Dahl (1902) hat bei *Latrodectus*-Arten ebenfalls abgebrochene Tasterteile im Weibchen bemerkt und abgebildet. Das Receptaculum von *Latrodectus* besteht aus mehreren vor- und zurücklaufenden Schraubenwindungen, und im ganzen Verlauf des komplizierten spiraligen Kanals fand Dahl, den Windungen dieses folgend, den Embolus vor. Immerhin müssen wir ein Abbrechen von Tasterteilen als Abnormität ansehen,

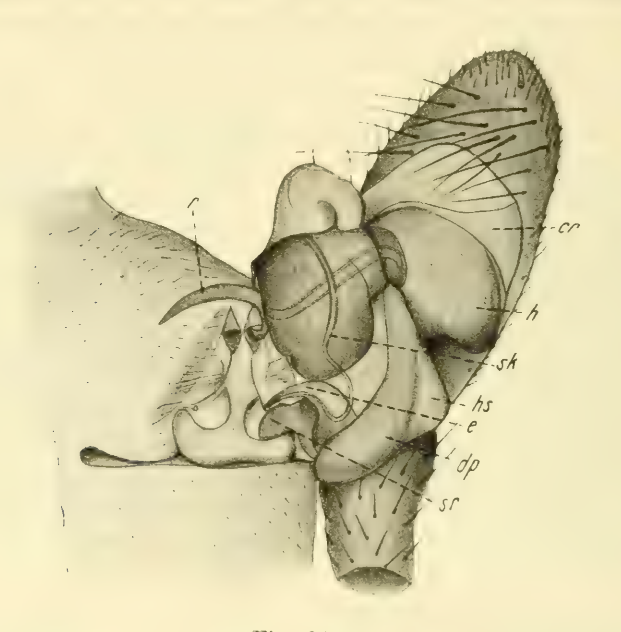


Fig. 34.
Lycosa ament. ♂ und ♀ Apparat in Kopula. Links (heller) ♀, rechts (dunkler) ♂ Taster. Vergr.: 58.

aber diese Abnormitäten haben überhaupt erst einmal bewiesen, daß der Embolus wirklich eingeführt wurde.

Bei *Meta* scheint mit dem Einführen des Embolus der nötige Kontakt hergestellt zu sein, und sonstige Verankerungen habe ich dort nicht feststellen können. Bei der vorliegenden *Lycosa* dagegen kommt es zu einer verhältnismäßig festen Verankerung, welche einmal von dem der Kapsel aufsitzenden Retinaculum (*r*) und dann mit Hilfe des gezähnten Plättchens (Stemaretinaculum (*sr*) durchgeführt wird. Die Vermutung, daß die Retinacula diesem Zwecke dienen, hat ja Menge bereits ausgesprochen, den Beweis dafür kann ich erst jetzt erbringen.

Bei *Lycosa* bestand das Kapselretinaculum (*r*) aus einem langen und einem kurzen Fortsatz. Bei der Kopula greift nun der kurze Fortsatz in die entsprechende Quertasche des Weibchens ein, während

der lange nach der Bauchdecke zieht und wohl noch eine Stütze bildet. Ich hatte schon früher darauf hingewiesen, daß sich an der Basis dieses Retinaculums membranöses durch Blutdruck also schwellbares Chitin vorfindet. Dadurch wird das Retinaculum in gewissen geringen Grenzen so bewegt, daß der kurze Fortsatz in die Quertasche eingreifen kann. Natürlich wirkt hierbei auch die Schwellung der Hämatodocha mit, welche ja überhaupt erst eine geeignete Stellung der Tasterteile ermöglicht.

Das Stemaretinaculum legt sich in die muldenförmige Vertiefung des bohrergriffähnlichen Mittelstückes und zwar derart, daß der gezähnte Rand (offenbar um den Reibungswiderstand zu erhöhen) mit dem Muldenboden in Berührung kommt. Charakteristisch für die Verankerungsmethode ist, daß die Druckkraft des in die Quertasche eingeführten Retinaculums kopfwärts, die des gezähnten Stemaretinaculums analwärts wirkt, so daß also die Epigyne von diesen beiden Retinaculis förmlich auseinandergezogen wird. Die Druckkräfte werden erhöht, je stärker die Hämatodocha geschwellt ist, und werden nachlassen, wenn diese kollabiert.

Der Embolus wird nun in die Einführungsöffnung des Begattungsganges gebracht, und die messerartige Rinne (Konduktor) zeigt mit der Spitze nach der Einführungsöffnung. Welche Bedeutung der Konduktor hier hat, kann ich nicht sagen. Ich habe allerdings ein einziges Mal wenige kleine Körperchen darin gefunden, welche Spermatozoen außerordentlich ähnlich sahen. Um ihre Natur als solche festzustellen, hatte ich das Präparat aus dem Kanadabalsam zurückführen und färben wollen. Bei dieser Manipulation sind mir aber die kleinen Körperchen verloren gegangen. Möglich war es ja, daß der Konduktor aus der weiblichen Öffnung bei der Kopula etwa heraustretende Spermatozoen aufnimmt. Wie diese dann aber wieder in den Embolus zurückgelangen sollen, ist mir nicht recht klar. Menge (1843) hat das homologe Gebilde bei *Linyphia* Samenträger genannt und hielt es bereits zur Aufnahme von Spermatozoen geeignet. Allerdings stellte er sich dies ganz anders vor, er wußte ja von dem Vorhandensein des Spermakanals nichts sicheres und glaubte, daß das Sperma irgendwo äußerlich, etwa am Konduktor, deponiert würde. Menge spricht auch davon, daß der Samenträger bei *Linyphia* mit feinen Papillen besetzt ist, welche befähigt sein sollten, Spermatozoen zurückzuhalten. Derartige Papillen fand ich nun nicht, dafür aber an der Spitze der Embolusrinne tatsächlich Spermatozoen, welche am ungefärbten Präparat ganz wie kleine Papillen aussahen. Die Möglichkeit, daß die Spermatozoen

auch nur zufällig dahin gelangt sein können, wie auch die andere Möglichkeit, daß der Konduktor in der Tat ein Organ zur Aufnahme herausquellenden und sonst verloren gehenden Samens ist, ist schließlich diskutierbar, zumal bei *Linyphia* der Embolus am Ende umgebogen ist und sehr wohl Sperma vom Konduktor wieder aufnehmen könnte. Zwischen den einzelnen Insertionen des Tasters an der Epigyne wird dieser auch oft zwischen die Maxillen gebracht, und es wäre denkbar, daß hierbei die Spermatozoen vom Konduktor nach dem Embolus zurückgebracht werden. Freilich schwer vorstellbar bleibt dieser Prozeß gleichwohl, und es bedarf noch weiteren Materials, bevor die physiologische Funktion dieses Organs zweifelsfrei festgestellt sein wird.

Weitere Tasterteile treten bei *Lycosa* mit dem Weibchen nicht in Beziehung, und wir können also sagen, daß Korrelationen zwischen männlichem und weiblichem Apparat vorhanden sind, daß aber der männliche Apparat nicht einfach einen Abguß der Epigyne darstellt, sondern daß die Korrelationen auf ganz bestimmte Teile beschränkt und durchaus nicht so ohne weiteres erkennbar sind.

Agalena similis Keys.

Stellen wir uns vor, die als Reste von epigynealen Falten aufgefaßten muldenartigen Vertiefungen bei *Lycosa* mögen sich enorm vergrößern und in der Mitte verschmelzen, die Befruchtungsrinne schließe sich zu einem Befruchtungskanal, und die Quertaschen mögen schwinden, so kommen wir zum äußeren Relief des weiblichen Organs von *Agalena similis* (Fig. 35 und 36).

Diese Art selbst ist in keiner neueren morphologischen Arbeit beschrieben, aber v. Engelhardt (1910) behandelt die nahe verwandte *Agalena labyrinthica*, und dort sind ganz ähnliche Verhältnisse vorhanden.

Auf der Bauchdecke erhebt sich also über der Rima transversa (*rv*) eine chitinöse Vorwölbung, welche der ventralen Epigynealplatte (*ep*) gleichzusetzen ist. Sie ist nahezu fünfeckig, an jeder Seite findet sich aber eine Einkerbung, welcher bei der Kopula eine Bedeutung zukommt. Diese Epigynealplatte ist nun in der Mitte jederseits zu einer tiefen Mulde eingesenkt, deren beide Hälften bereits eng zusammengerückt sind, wobei man aber ihre Entstehung aus zwei verwachsenen Hälften noch erkennen kann. Im übrigen hat die Mulde beiderseits ein wenig an Umfang zugenommen und wird so an den Seiten von den Rändern der Epigynealplatte überdeckt. Das Ganze bekommt so das Aussehen eines Körbchens. Jederseits läßt die sonst einheitliche Mulde ferner noch je eine kleine beckenförmige Sondervertiefung (*bv*)

erkennen, was unsere Annahme von der Entstehung des ganzen Gebildes aus zwei Teilen nur bestätigen würde. Und wenn wir die JÄRVI-

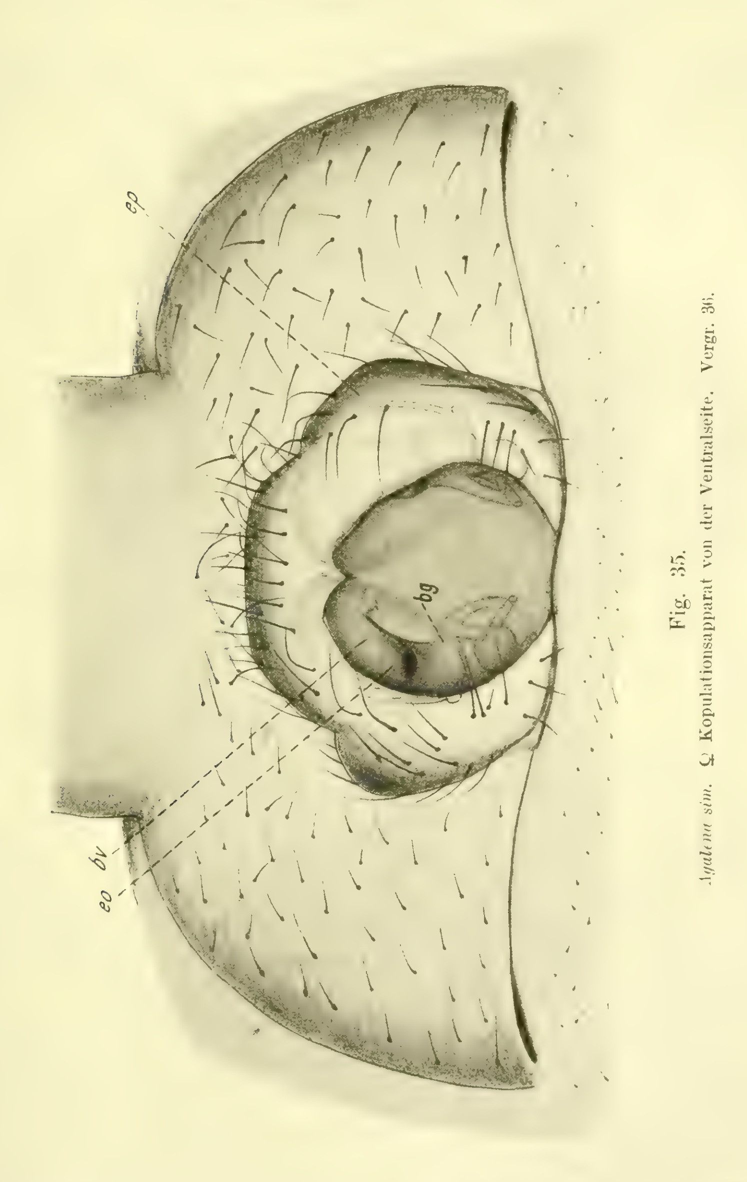


Fig. 35.
Agalena sim. ♀ Kopulationsapparat von der Ventralseite. Vergr. 36.

sche Hypothese heranziehen, so würde die Mulde eine in der Mitte durchgeführte Verwachsung und Breitenausdehnung der epigynealen Falten darstellen.

Innerhalb der Mulde bemerkt man also jederseits eine beckenförmige Vertiefung, und diese schließt nach hinten (analwärts) mit einer kleinen ins Körperinnere führenden Querspalte ab, der Einführungsöffnung (*eö*) in den Begattungsgang bzw. das Receptaculum. Die Einführungsöffnung ist noch von zwei nach vorn verlaufenden Chitinspangen (*sp*) versteift und führt in einen quergestellten Begattungsgang (*bg*), welcher einen kurzen Ast nach hinten sendet und in das kugelige primäre Receptaculum (*rc I*) mündet. Unmittelbar neben der Einführungsöffnung schließt sich an den Begattungsgang ein seitlich gelegenes kleines und kugeliges sekundäres Receptaculum (*rc II*) und ein ebenfalls daneben gelegenes nach vorn verlaufendes tertiäres Receptaculum (*rc III*) an. Letzteres hat eine Umbildung erfahren und hat die Form eines Kanals angenommen, dessen vorderes Ende sich in wenige (3—4) kleinere Kanälchen aufteilt, und diese führen in eine daraufsitzende Drüse. Also ganz ähnlich wie es v. ENGELHARDT von *Agalena labyrinthica* beschreibt.

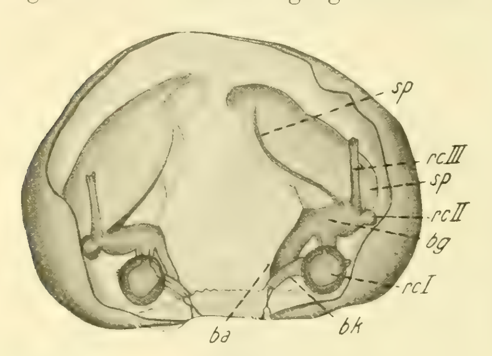


Fig. 36.

Agalena sim. ♀ Kopulationsapparat, aus dem Körper herauspräpariert und von der Dorsalseite gesehen. Vergr.: 32.

Vom primären Receptaculum geht medianwärts nach hinten ein Befruchtungskanal (*bk*) ab, welcher direkt zur Vagina führt. Man kann die Mündungsstelle in die Vagina schon in Fig. 36 sehen, wo von der Vagina ein Stück der ventralen Wand gezeichnet ist. Von der Ausmündungsstelle des Befruchtungsganges geht dann noch ein solider Chitinbalken (*ba*) nach dem der Mitte zugekehrten Rande des Begattungsganges. Ich hielt ihn vorerst ebenfalls für einen Kanal, Schnitte gaben mir aber über seine wahre Natur Auskunft.

Ich mutmaße nun, daß der jetzige Befruchtungsgang eine sekundäre Bildung ist und daß der Chitinbalken ursprünglich Befruchtungsrinne oder -kanal gewesen ist. Wir müssen ja die Bildung von Befruchtungskanälen aus Rinnenbildungen ableiten, und seiner Lage nach könnte man sich den Balken schließlich aus einer Rinne entstanden denken. Natürlich müssen wir dann den Balken auch für ein Derivat epigyneáler Falten halten, beweisen läßt sich diese Auffassung allerdings nur durch die Ontogenese.

Den Haarbesatz zeigt die Fig. 35, die Haare sind gleichfalls gefiedert, aber nicht in verschieden lange Haare differenziert.

Von der an der Spitze des tertiären Receptaculums befindlichen Drüse hatte ich bereits gesprochen. Ihrer Ausbildung nach ähnelt sie der gleichen Drüse bei *Agalena labyrinthica*, welche v. ENGELHARDT auf Taf. II in Fig. 4 abbildet. Eine zweite Drüse fand ich seitlich dem primären Receptaculum aufsitzen an einer schon im Totalpräparat (Fig. 36) sichtbaren Stelle. Es erhebt sich nämlich ein kleiner Chitin-

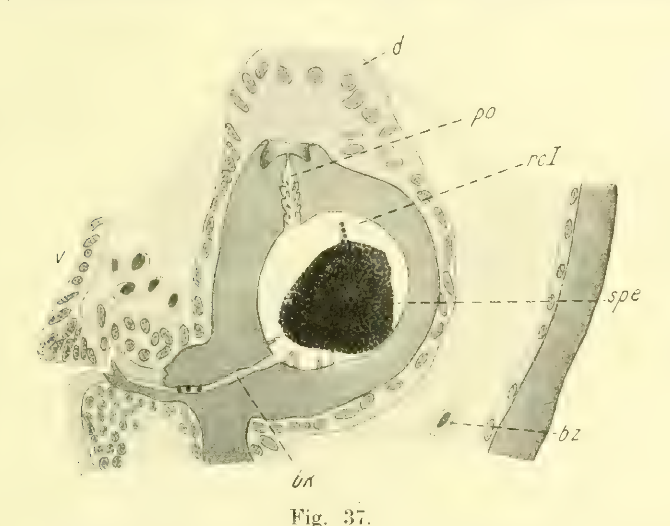


Fig. 37.

Agalena sim. Schnitt durch primäres Receptaculum nebst Drüse. Vergr. 288.

kegel über die Receptaculumwand, und am Kalilaugepräparat kann man einen feinen Kanal hindurchziehen sehen.

Fig. 37 zeigt uns diese Verhältnisse am Schnitt. Das Receptaculumepithel ist in der Nähe des Chitinkegels zur Drüse differenziert, welche nebst Drüsenkernen und feingekörneltem Plasma nichts Absonderliches erkennen läßt. Der abgestumpfte Chitinkegel ist nun nach der Drüse zu ringförmig eingesenkt, und in die wiederum kegelförmig vorgetriebene Mitte der Einsenkung mündet der Drüsengang. Dieser ist nach dem Receptaculumlumen zu ein wenig verbreitert und mit feinen Zacken besetzt. Vielleicht sollen diese ein Eindringen von Spermatozoen in den Gang verhindern. Die Wand des Receptaculums zeigt in der Nähe des Befruchtungskanals (*bk*) kleine Chitinzapfen, und im Inneren des Receptaculums befindet sich ein Spermatozoenklumpen. Einige Spermatozoen sind in den Befruchtungsgang eingedrungen, welcher nach der Vagina führt.

Chyzer und Kulczinsky (1891—97) und v. Engelhardt berichten nun, daß sie in den beckenförmigen Vertiefungen bei befruchteten Weibchen von *Agalena labyrinthica* Schleimmassen gefunden haben. v. Engelhardt glaubt, daß diese von der Drüse des tertiären Samenbehälters herrühren, da er keine Spermatozoen darin fand. Er glaubte, daß die Schleimmassen als luftdichter Verschluß, als Schutz des Spermas vor dem Austrocknen wirken, vielleicht auch dem Taster nunmehr den Zutritt verwehren. Dem möchte ich entgegenhalten, daß die Schleimmassen ganz sicher Sperma enthalten und unstreitig Sekrete männlicher Drüsen sind. Ferner habe ich ein befruchtetes Weibchen nochmals die Kopula ausführen sehen. Merkwürdig bleibt es, daß Sperma hier frei zutage liegt, anstatt sofort restlos im Receptaculum zu verschwinden. Man wird allerdings annehmen müssen, daß das Sperma allmählich noch seinen Weg zum Receptaculum finden wird, und so geht nichts davon verloren. Vielleicht hängt es mit der Ausbildung der beckenförmigen Vertiefungen zusammen, daß am männlichen Apparat kein Konduktor entwickelt ist. Wenn der Konduktor wirklich ein Organ zur Aufnahme überquellenden Samens ist, wie es für *Lycosa* und *Linyphia* wahrscheinlich war, so hätte er hier bei *Agalena* funktionell keine Berechtigung mehr, da diese Funktion ja viel besser von den seitlichen beckenförmigen Vertiefungen am weiblichen Apparat ausgeübt werden kann. Nun wird man einwenden können, bei *Lycosa* können doch die muldenförmigen Vertiefungen des Mittelstücks dann als ein solches Organ aufgefaßt werden. Möglich ist das auch, zumal wenn man bedenkt, daß der Konduktor bei *Lycosa* sehr klein ist und sich vielleicht auf einem Stadium allmählicher Rückbildung befindet. Und bei *Meta* ist auch kein ohne weiteres erkennbarer Konduktor vorhanden. Ob das zungenförmige Chitinplättchen einem solchen entspricht, ist doch sehr fraglich. Nun könnte man sagen: Wenn bei Spinnen allgemein ein Organ zur Aufnahme überquellenden Samens vorhanden sein soll, wo ist da ein solches bei *Meta*? Nun ist es ja dort noch gar nicht geklärt, ob der Embolus in die Einführungsöffnung des Begattungsganges gebracht oder ob er nur unter den Chitinzapfen geschoben wird. Ist ersteres der Fall, dann kann überquellendes Sperma sehr gut von der ventralen Querrinne aufgenommen werden. Und im letzteren und unwahrscheinlicheren Falle würde ja das Sperma überhaupt von der ventralen Querrinne aufgenommen werden. Also auch hier würde etwa überquellender Same seiner Bestimmung noch zugeführt werden können.

Auch von *Agalena similis* kann ich nun die genauen Korrelationen

zwischen Männchen und Weibchen an einem instruktiven Präparat des rechten Tasters und der rechten Epigynehälfte nachweisen (Fig. 38). Zum Verständnis der Abbildung will ich angeben, daß die männlichen Teile wieder dunkler und die weiblichen heller gehalten sind. Der Cephalothorax ist links zu suchen, also vorn vom Weibchen

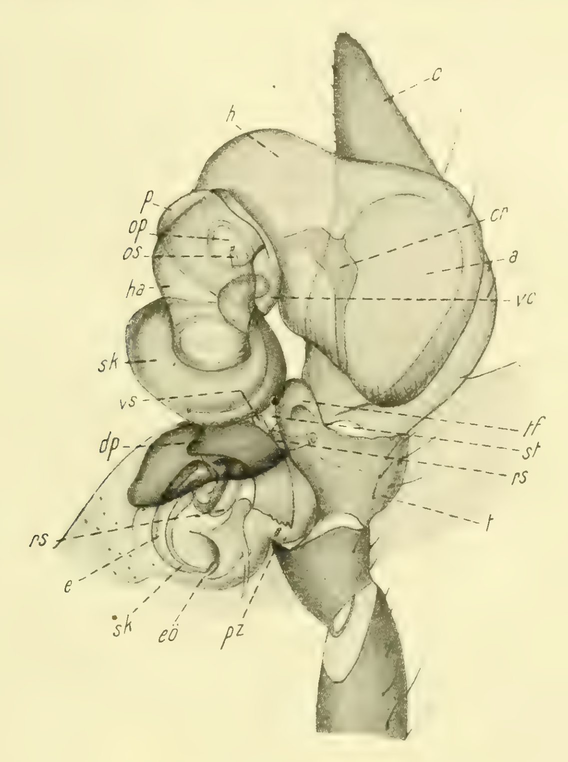


Fig. 38.

Agalena sim. ♂ und ♀ Apparat in Kopula. Links (heller) ♀, rechts (dunkler) ♂ Taster. Im Bereich der Epigyne ist die Behaarung weggelassen. Vergr.: 31.

ist auf der Abbildung gleich links zu setzen. Wir schauen etwas von der Seite auf das weibliche Abdomen, und die linke Epigynehälfte ist teilweise, die linken Receptacula gänzlich von den männlichen Teilen verdeckt. Das der Abbildung zugrunde liegende Präparat ist in Nelkenöl durchsichtig gemacht.

Rekapitulieren will ich vom Kopulazustand, daß der männliche Apparat in sich verklammert war durch das einem Hammer ähnelnde Retinulum (*rs*), von welchem der gekrümmte Fortsatz in eine entsprechende Grube der Tibia eingriff und so ein Entfernen der Stemateile

vom Taster und dadurch mögliches Zerreißen der Hämatodocha verhinderte. Das ist aber auch für die Verankerung in der Epigyne von großer Wichtigkeit. Diese wird nun in ganz anderer Weise durchgeführt als bei *Lycosa*, es tritt nämlich hier noch ein Tasterglied in Beziehung zur Epigyne, die Patella. Ich hatte früher bei der Besprechung des männlichen Organs bereits auf einen stark pigmentierten zapfenartigen Fortsatz der Patella (*pz*) hingewiesen. Dieser Chitinzapfen schiebt sich nun in die oben erwähnte Einkerbung der epigynealen Platte. Ein so festes Eingreifen wie beim Retinaculum der *Lycosa* in die Quertasche wird auf diese Weise natürlich nicht erzielt. Wir werden aber sehen, im Zusammenwirken mit den übrigen Teilen des Kopulationsapparates ist die Verankerung genau so sicher.

Alles, was zum Stema gehört (Deckplatte [*dp*], Stiel des Retinulums [*rs*] und Embolus [*e*]) wird nun in die muldenförmige Vertiefung der Epigyne eingebracht. Als Organ der Verankerung am Stema funktioniert in erster Linie die Deckplatte und zwar die dem gezähnten Rande zugekehrte Hälfte. Die Zähnchen werden wieder dazu dienen, den Reibungswiderstand zu vergrößern, und die Wölbung der Platte legt sich der inneren Wand der muldenförmigen Vertiefung an. Die Deckplatte hier ist physiologisch also völlig gleichwertig der gezähnten Platte (Stemaretinaculum [*sr*]) bei *Lycosa*. Wenn ich sie trotzdem mit dieser nicht homologisiert habe, so stütze ich mich dabei auf ihre Form und Lage. Analogiebildungen kommen ja auch sonst im Tierreich gar nicht so selten vor, so daß ich meine Deutung schon verteidigen könnte. Ich bin mir aber selbstverständlich bewußt, daß durch das Auffinden von Zwischenformen auch die gegenteilige Auffassung, daß also die Deckplatte eigentlich ein Retinaculum ist, zu ihrem Rechte kommen könnte.

Deckplatte und Patellachitinzapfen bringen also die Verankerung zuwege, aber ganz anders als es bei *Lycosa* der Fall war. Dort wurde die Epigyne auseinandergedrängt, hier dagegen eher zusammengepreßt. Deckplatte und Patella kneifen wie eine Zange in die Wand der Epigyne. Erhöht wird die Wirkung dieser Verankerung noch durch die Verklammerung des Stemas mit der Tibiagrube vermittels des Stemaretinulums. Infolgedessen muß sich die Tibia eng an den äußeren hinteren Teil der Epigynealplatte anlegen, und auch dadurch wird noch eine dritte Druckwirkung erzielt.

Fassen wir nochmals die Ergebnisse der Verankerung kurz zusammen, so haben wir drei Richtungen, in denen ein Druck auf Epigyneteile ausgeübt wird. Einmal ein Druck der Deckplatte von innen nach

außen und umgekehrt des Patellazapfens von außen nach innen und endlich der Tibia von hinten nach vorn. Reguliert kann dieser Druck durch die Anschwellung von Hämatodocha, Hämatodochula und Verbindungsschlauch werden. die Regulierung wird sich aber hier nur auf die Deckplatte beschränken. Und ferner wird der Druck reguliert durch die Muskeln der Patella und Tibia.

Nun hätten wir uns mit der Einführung des Embolus in den erwähnten queren Spalt, die Einführungsöffnung (*eö*) zu beschäftigen. Bei den mir vorliegenden vier Präparaten dieser Art habe ich bemerken können, daß stets nur die Embolusspitze eingeführt wurde. Dadurch wird es auch verständlich, warum man oft Spermamassen in den beckenförmigen Vertiefungen vorfindet, das Sperma quillt eben zum Teile aus der Einführungsöffnung heraus.

Nun erhebt sich noch die Frage, welche Bedeutung kommt dem Stiel des hammerförmigen Retinulums zu. Er verläuft nach dem Boden der muldenartigen Epigynevertiefung, und es ist möglich, daß er auch noch, in allerdings wohl nur untergeordneter Weise, bei der Verankerung mithilft. Seine Druckwirkung würde dann in der Richtung ventral-dorsal liegen. Und dies scheint mir ein Beweis, daß wir es mit einem ehemals als Retinaculum wirksamen Gebilde zu tun haben. Da sich sein Fortsatz als Klammerorgan, als Retinulum ausgebildet hat, verlor es schließlich seine Funktion als Retinaculum und wurde zum reinen Retinulum.

Linyphia triangularis Cl.

Wenn wir weiterhin versuchen wollen, komplizierte weibliche Begattungsorgane aus einfacheren Formen abzuleiten, so müssen wir bei *Linyphia triangularis* auf *Lycosa amentata* zurückgreifen.

Nehmen wir wieder an, es seien die Quertaschen geschwunden, die Mulden hätten sich als kegelförmig tief ins Innere reichende und durch eine spiralige Chitinleiste versteifte Einsenkungen vergrößert. Diese seien an der Basis verwachsen und bilden nun eine etwa gleichschenklig dreieckige große Eingangsöffnung. Die Receptacula mögen den Einsenkungen aufsitzen, und das bohrergriffähnliche Mittelstück sei zu einer viereckigen Platte mit daraufsitzendem scheibenförmigen Chitinstück umgebildet. So würde sich uns der weibliche Apparat von *Linyphia* darstellen (Fig. 39).

Der äußere Bau würde allerdings auf die etwas ähnlichen Verhältnisse bei *Agalena similis* hinweisen, aber doch die ganze innere Morphologie, namentlich die der Receptacula und das Fehlen von

Befruchtungskanälen, ist dahin zu deuten, daß wir es mit einer Form zu tun haben, welche sich wohl aus dem gleichen Ursprung mit *Agalena* ableiten läßt, mit *Agalena* selbst aber nur entfernt verwandt erscheint.

Wir wenden uns dem morphologischen Bau des weiblichen Organs von *Linyphia triangularis* zu. Dieses ist durch die Arbeit v. ENGELHARDTS ziemlich genau bekannt, ich werde daher nur einige Ergänzungen anführen.

Das Chitingebilde, welches wir epigyneale Platte nannten (Fig. 39 *ep*), überdeckt fast den ganzen epigynealen Apparat, bildet aber hinten einen dreieckigen Ausschnitt, welcher in die große Eingangsöffnung führt. Die Eingangsöffnung spaltet sich in zwei seit-

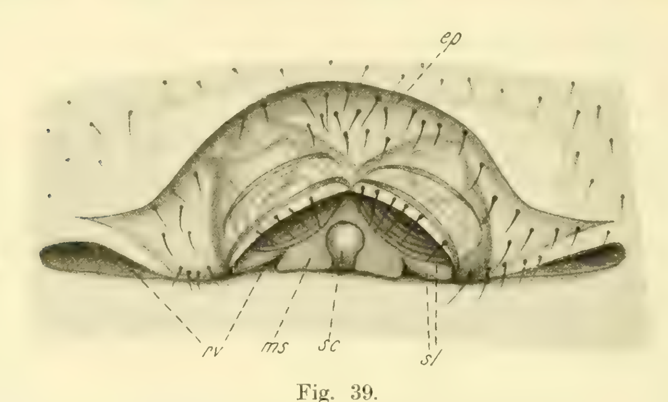


Fig. 39.

Linyphia triang. ♀ Kopulationsapparat von der Dorsalseite, herauspräpariert. Vergr. 58.

liche kegel- oder glockenförmige tiefe Einsenkungen, setzt sich hinten in eine mediane viereckige Platte (*ms*) mit kurzem löffelartig verbreiterten Stiel (*sc*) fort. Dadurch wird jederseits zwischen viereckiger Platte und Boden der Einsenkung eine Einkerbung gebildet, welche ich für den Rest einer Befruchtungsrinne halte. Dafür spricht ihre Lage, vergleichen wir hierzu nur einmal *Lycosa*. Und die Möglichkeit, daß Sperma durch die Einkerbung in die Vagina gelangen kann, läßt sich auch nicht bestreiten.

Die viereckige Platte mit löffelartigem Stiel nennt v. ENGELHARDT Deckplatte, der Stiel führt bei MENGE den Namen »Nagel oder Scapus« (*sc*). Den Ausdruck Deckplatte möchte ich nicht beibehalten, wir wollen doch überall homologe Gebilde mit gleichem Namen belegen, und deckplattenartig ist dieses Gebilde bei anderen Arten durchaus nicht. Die Gestalt können wir hier nicht zum Ausgangspunkt eines Namens machen, bleibt also nur noch die Lage übrig, zumal seine

Funktion auch sehr wechselnd ist. Ich schlug daher schon früher den Ausdruck Mittelstück (*ms*) für dieses Gebilde vor.

Die beiderseitigen kegelförmigen Einsenkungen sind nun eigenartig differenziert. Vom Beginn der Einkerbung (Befruchtungsrinnenrest) ab (Fig. 40) verläuft eine mit einer knopfartigen Anschwellung beginnende Chitinleiste im Innern der Einsenkung in 6 Windungen spiralig nach vorn. Am vorderen Ende geht die Leiste in einen kurzen ebenfalls noch ein wenig spiralig ansteigenden Kanal, den Begattungsgang (*bg*), über. Und hier also liegt erst die eigentliche Einführungsöffnung in die Receptacula. Dem chitinösen Begattungsgang sitzen zwei stark chitinisierte Receptacula auf, welche, jedes gesondert, in den Begattungsgang münden. Von einer besonderen sich in die Receptacula ergießenden Drüse kann man hier fast nicht mehr sprechen. Das Epithel ist wohl an dieser Stelle ein wenig höher als sonst, man kann aber nichts von Drüsenporen wahrnehmen.

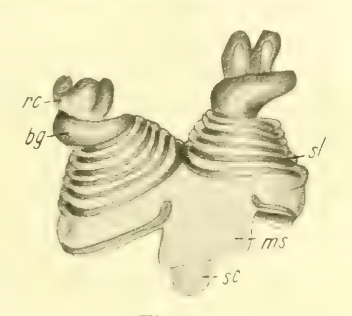


Fig. 40.

Linyphia triang. ♀ Kopulationsapparat von der Dorsalseite, herauspräpariert. Vergr.: 58.

Wir werden uns noch erinnern, daß das Männchen in seinem Taster zwei Arten von Drüsen besaß, von denen die eine (Fig. 26) in der Art ihres Durchbruches der Spermakanalwandung in Form zahlreicher feinster Röhrchen große Ähnlichkeit mit typischen weiblichen Drüsen aufweist. Ob hier nicht vielleicht eine analoge Bildung vorliegt und das Sekret dieser zweiten Drüse das sonst von den Weibchen abzusondernde Sekret vertritt? Bei allen diesen Sekreten wird es sich ja wohl um Nährsekrete für die Spermatozoen handeln. Die Kopula findet aber im Herbst statt, und bald darauf legt das Weibchen die Eier ab. Solange wird aber auch das Sekret der zweiten männlichen Drüse in den weiblichen Receptaculis wirksam bleiben können. So könnte man es sich wenigstens erklären, warum ausgerechnet beim Männchen von *Linyphia triangularis* zwei Drüsen vorhanden sind.

In Fig. 40, welche den Kopulationsapparat von der Dorsalseite darstellt, wird der Verlauf der Spiralleiste und ihr Zusammenhang mit den Receptaculis klar werden. Die Spiralleiste bildet wirklich eine Leiste und dazwischen werden sich entsprechend Furchen gebildet haben (vgl. hierzu auch v. ENGELHARDT [1910] Fig. 19 auf S. 63), welche aus blauem Chitin bestehen. Dadurch kommt natürlich ein richtiges

und elastisches Gewinde zustande, und es drängt sich uns förmlich die Ansicht auf, daß diese bei der Kopula nur das Muttergewinde für die Chitinspirale des männlichen Tasters ist, daß also die männliche Chitinspirale tatsächlich ein echtes Retinaculum ist.

Ob aber bei der Kopula der Embolus den Windungen des weiblichen Gewindes folgen muß, scheint mir sehr unwahrscheinlich. Ich könnte mir ganz gut denken, daß z. B. vom rechten Taster der Embolus in den rechten Begattungsgang gebracht, die Spirale aber in die linke weibliche Spirale eingedreht wird. Und nicht nur denken kann man es sich so, sondern eine einfache Überlegung macht es uns zur Gewißheit. Schauen wir einmal Fig. 2 oder 3 und als Gegenstück Fig. 39 und 40 an. Am rechten Taster des Männchens hatten wir die Chitinspirale mit linksgedreht bezeichnet, d. h. also, wenn wir uns auf der Spirale von der Basis nach der Spitze bewegten, mußten wir uns stets links herumdrehen. Orientieren wir uns beim weiblichen Organ in gleicher Weise, so ist die Spirale der rechten Hälfte links, die der linken aber rechts gedreht. Nun paßt aber eine linksgedrehte Schraube nur in ein rechtsgedrehtes Gewinde, d. h. die linksgedrehte Spirale des rechten männlichen Tasters kann nur in das rechtsgedrehte Gewinde der linken Epigynehälfte eingedreht werden. Der Embolus wird sonst allgemein in die entsprechende Seite eingeführt, also der Embolus des rechten Tasters in die rechte Epigynehälfte. Und es ist kein Grund ersichtlich, warum dies hier nicht auch so sein soll.

Es hat sich demnach bei *Linyphia* eine Korrelation herausgebildet zwischen einem spiraligen Retinaculum des männlichen Tasters und der der entgegengesetzten Körperseite angehörenden Epigynehälfte. Inwiefern hier sonst Korrelationsbeziehungen ausgebildet sind, ist beim Mangel eines geeigneten Präparates nicht zu sagen. Das Retinaculum der Spermakanalkapsel (Fig. 5) hatte am Rande neben einem hakenförmigen Fortsatz noch einen gezähnten Rand, welcher wohl wieder zur Erhöhung des Reibungswiderstandes dienen wird, vielleicht funktionieren in gleicher Weise auch die Leisten an der Spitze des spiraligen Retinaculums. Die funktionelle Bedeutung des Scapus glaube ich dagegen erkannt zu haben, v. Engelhardt schreibt ihm die Wirkung zu, das Eindringen von Eiern in die Kopulationsöffnung zu verhindern. Das halte ich doch für sehr unwahrscheinlich. Wenn aber die Chitinspirale des rechten Tasters in die linke Epigynehälfte eingedreht werden soll, drängt der Scapus vielleicht den Embolus nach der rechten Epigynehälfte ab, dient also als Wegweiser für diesen.

Nun wäre noch die Frage zu erörtern, wie gelangt das Sperma aus

den Receptaculis zum Zwecke der Befruchtung wieder heraus und in die Vagina. Es ist sehr naheliegend anzunehmen, daß der Samen als Weg die durch die Spiralleisten gebildeten Furchen wählt und so bis zu der Einkerbung, welche wir schon früher als Rest der Befruchtungsrinne ansprachen, geleitet wird. Das Gewinde des weiblichen Organs entspräche dann also doppelten Anforderungen: bei der Kopula als Retinaculumaufnahme und bei der Befruchtung als Befruchtungsweg.

Und noch einige Worte darüber, wie man sich diese oder auch vielleicht eine noch etwas einfachere *Linyphia* als Grundstock zur weiteren Ableitung einer Reihe von Spinnen denken kann. Schon v. ENGELHARDT leitet die *Linyphia pusilla* von der *Linyphia montana* ab, indem er annimmt, daß sich die Furchen zwischen den Spiralleisten zu Kanälen geschlossen haben und so zu einem langen spiralig gewundenen Einführungsgang geworden sind. Auf diese Weise können wir aber die weiblichen Organe auch von *Latrodectus* (DAHL 1902), *Cryphoeca mirabilis* (BERTKAU 1884) und schließlich auch *Hyptiotes paradoxus* (v. ENGELHARDT 1910) in Beziehung zu unserer *Linyphia* bringen.

Gerade die zuletzt genannte Art ist besonders interessant. Ein langer, spiralig ansteigender Begattungsgang führt in ein kugeliges Receptaculum (v. ENGELHARDT beschreibt dies ausführlich auf S. 43 bis 45 und gibt zwei instruktive Bilder davon). Um das Receptaculum herum hat genannter Autor eine Anzahl fast konzentrisch verlaufender feiner Kanälchen festgestellt, welche nicht mit dem Begattungsgang in Verbindung stehen und überhaupt keine Mündung nach außen oder innen zeigen. Er nennt sie Luftkanäle. Ich vermute nun, daß sich diese ursprünglich als Spiralleisten wie bei *Linyphia* angelegt und sich zum Kanal geschlossen haben (wie bei *Linyphia pusilla* etwa). Später hat sich dann ein einfacherer Begattungsgang ausgebildet, der frühere Einführungsgang verlor seine Funktion und ist nur noch als sogenannte Luftkanäle nachweisbar.

Wenn ich mich nun einer biologischen Betrachtung zuwende, so ist das nur scheinbar eine Abschweifung; denn zum Verständnis der Physiologie der Begattung ist die Kenntnis der durch die Kopula bedingten biologischen Vorgänge von einigem Nutzen.

C. Biologie der Begattung.

Über die Biologie des Kopulationsvorganges haben wir umfangreiche Literatur. Selbst die älteren Autoren beschreiben diesen Vorgang richtig, es war dieses ja auch leichter zu beobachten.

Einen geschichtlichen Überblick kann ich mir hier um so eher schenken, als MONTGOMERY (1903, 1098 und 1909) die gesamte Literatur zusammengetragen

und unter Zugrundelegung eigener Beobachtungen weitgehende Schlüsse daraus gezogen hat. Er hat erstmalig den bei den einzelnen Arten verschiedenen Begattungsakt in eine Übersichtstabelle gebracht, auch hat er individuelle Beobachtungen etwas mehr in den Vordergrund gerückt.

Es ist bei der reichlich vorhandenen Literatur naheliegend, daß meine biologischen Ergebnisse zum Teil nur die Angaben früherer Autoren bestätigen, im einzelnen glaube ich aber doch einige Ergänzungen bieten zu können. Leider sind der nachträglichen Kürzung dieser Arbeit zahlreiche Einzelheiten, darunter auch genaue Tabellen über den Kopulationsakt (über Zeit und Zahl der Tasterinsertionen usw.) zum Opfer gefallen. Die Hauptergebnisse dieser Tabellen werde ich aber anführen. Über die angewandten Methoden brauche ich wohl kaum viel Worte zu verlieren, es ist ja selbstverständlich, daß man vor der Kopula die Männchen längere Zeit von den Weibchen getrennt hält und daß man bei Netzspinnen die Weibchen erst ein Netz spinnen läßt, bevor man das Männchen zuläßt.

Als unbedingt nötiges Vorspiel des Begattungsaktes ist die Aufnahme des Spermas in die Taster anzusehen. Dieser Vorgang ist bei den meisten Spinnen mit dem Bau eines besonderen Netzes verknüpft, auch bei solchen, die sonst überhaupt kein Fangnetz spinnen (z. B. *Lycosa*). Es wird ein dreieckiges kleines Gewebe (Steg Menges) gesponnen, auf dieses das Sperma aus der männlichen Geschlechtsöffnung enleert und nun im einzelnen in verschiedener Weise der Same von den Tasterapparaten (Spermakanal) aufgenommen. Die Aufnahme selbst scheint durch Kapillaritätswirkung zu erfolgen; denn die Möglichkeit einer Pumpwirkung ist infolge des allgemeinen Baues des Tasterapparates ausgeschlossen. Ich selbst habe die Spermaaufnahme nur von *Linyphia* beobachten können, es steht aber fest, daß es bei den anderen Arten in ganz ähnlicher Weise geschieht (Menge [1866—78], Bertkau [1876], Petrunkewitch [1911], Montgomery (1903] u. a.).

Bevor ich nun an die Beschreibung des Aktes selbst herangehe möchte ich noch hervorheben, daß ich ein Zählen der Tasterinsertionen für nebensächlich halte, da der männliche Apparat manchmal inseriert, ohne daß die Tasterblase in der normalen Weise geschwellt wird. Und umgekehrt kann die Tasterblase während einer einzigen Insertion mehrmals geschwellt werden. Also viel wichtiger wird es sein, die relative Zahl der Hämadotodochaanschwellungen festzusetzen.

Ich beginne nun mit

Lycosa amentata Cl.

In der Literatur habe ich Angaben über den Kopulationsakt dieser Art nur bei Menge (1866—78) und Grüne (1871) finden können. Es erübrigt sich, diese genauer anzuführen, da das Wesentliche in meiner Darstellung mit enthalten ist.

Männchen und Weibchen wurden in ein kleines Gläschen gesetzt. Sobald nun das Männchen das Weibchen berührt hatte, wurde es zudringlich und suchte sich so zu plazieren, daß es Kopf gegen Kopf mit dem Weibchen stand. Das Weibchen entzog sich dem aber durch die Flucht, und nun begann eine lustige Jagd rund in dem kleinen Gefäß herum. Mitunter gelang es dem Weibchen, sich in einen Winkel zurückzuziehen. Unruhig wanderte dann das Männchen im Glase umher, erhob wohl auch wie suchend und fühlend seine Vorderbeine und verkroch sich schließlich resigniert, als es das Weibchen gar nicht auffinden konnte. Nach einer Weile machte es sich wieder auf den Weg und berührte dabei das Weibchen mit den Vorderbeinen. Drohend erhob dieses seine Vorderbeine, das Männchen

zunächst auch, dann aber streckte es seine Taster aus und bewegte sie heftig wie trommelnd. Seine starke Erregung verriet es auch dadurch, daß sein Hinterleib ruckweise heftig nach unten zuckte. Wieder entfloh das Weibchen, diesmal ließ aber das Männchen nicht nach und jagte unablässig hinter ihm her. Schließlich standen sich beide Tiere gegenüber, berührten sich aber nicht mehr mit den Extremitäten. Und nun geschah etwas Merkwürdiges, was ich sonst nie wieder habe beobachten können. Das Männchen schlich ganz langsam an das Weibchen heran, und letzteres wich schon aus der Entfernung aus. Ich hatte ganz den Eindruck, als ob es sich fortstehlen wollte. Männchen und Weibchen können sich hier in diesem einen Falle nur durch den Gesichtssinn wahrgenommen haben. Bei *Lycosa amentata* scheint ja sonst im allgemeinen das Gefühl das Ausschlaggebende zu sein. Von den Attiden andererseits berichten die PECKHAMS 1889 und 1890, daß Männchen und Weibchen sich durch den Gesichtssinn aufsuchen. Offenbar ist dies auch bei den einzelnen Arten verschieden.



Fig. 41.
Lycosa ament. ♂ und ♀ in Kopula. ♀ (heller), ♂ (dunkler).

Plötzlich macht nun das Männchen einen Sprung auf das Weibchen, die Tiere stehen sich Kopf gegen Kopf gegenüber. Noch hält das Weibchen seine Cheliceren gespreizt und die Vorderbeine drohend erhoben. Es gelingt dem Männchen aber mit seinen Vorderbeinen den weiblichen Kopf in der Gegend der Augen zu berühren, und nun hat es gesiegt. Willig zur Begattung duckt sich das Weibchen auf den Boden.

Ruckweise, in eigentümlicher, fast taumelnder Bewegung rückt das Männchen auf das Weibchen hinauf, so daß sein Kopf nach dem weiblichen Abdomen zeigt. Das Männchen reitet nun gewissermaßen umgekehrt auf dem Weibchen, dabei umklammert es letzteres mit drei Beinpaaren, nur das vierte hängt frei herab (Fig. 41). Dieses Vorspiel hat über eine halbe Stunde gedauert, und nun erst beginnt die eigentliche Kopula. Mitunter währt das Vorspiel auch nur ganz kurze Zeit, das ist natürlich individuell verschieden.

Zum Zwecke der Kopulation wendet das Männchen seinen Cephalothorax etwas nach rechts, und das Weibchen dreht sein Abdomen nach derselben Seite, so daß der linke Taster eingeführt werden kann. Der Taster, an die Epigyne gebracht, zeigt sofort eine Anschwellung sämtlicher Blasen. Man kann aber

deutlich wahrnehmen, daß zuerst die Tasterblase und dann erst die Stemablase anschwillt. Stets gewinnt man auch den Eindruck, als ob der ganze Kopulationsapparat von distal nach proximal herumklappt. Durchaus klar läßt sich auch erkennen, daß die Apparatteile dabei ein wenig gedreht werden.

Der linke Taster läßt nun los, das Männchen wendet sich nach links, das Weibchen dreht sein Abdomen ebenfalls nach links, und der rechte Taster kommt an die Reihe. Dann kommt wieder in gleicher Weise der linke Taster daran. Die Zahl der Hämatodochaanschwellungen innerhalb einer Insertion steigt allmählich. Und so wird die Zahl der Tasterblasenanschwellungen innerhalb einer Tasterinsertion immer größer, aber auch die Zahl der Insertionen steigt, bevor ein Tasterwechsel eintritt. Man kann auch oft konstatieren, daß der männliche Taster vor dem Einführen an der Epigyne herumreibt. Es sieht eigentlich nicht so aus, als ob er dabei an der Epigyne Halt sucht (ein Gleiches sah ich auch bei *Agalena* mitunter). Vielleicht soll durch ein derartiges Reiben eine gewisse weibliche Drüse[1] zur Sekretion gebracht werden, um den Begattungsgang schlüpfriger zu machen. Doch ist das lediglich eine Vermutung.

Nach der Insertion oder auch vor einer neuen Insertion wird der Tasterapparat zwischen die Maxillen des Männchens gebracht. Man hat angenommen, daß Drüsen in der Hypodermis der Maxillen als Befruchtungsdrüsen wirken. Mitrofanow (1881) hat aber nachgewiesen, daß diese Drüsen beiden Geschlechtern in gleicher Weise und Ausbildung zukommen. Man kann aber auch denken, daß das Männchen seinen etwa in Unordnung geratenen Apparat mit Hilfe der Maxillen wieder in Ordnung bringen will. Merkwürdig bleibt es aber doch, das gerade gegen das Ende der Kopula der Taster besonders häufig durch die Maxillen gezogen wird, oft 3—4 mal vor dem Ansetzen.

Bei jeder Anschwellung der Hämatodocha werden die Spinnwarzen in den Körper eingezogen, und bestimmte etwas stärkere Haare an den Beinen richten sich auf (besonders deutlich an den Tarsen zu sehen, welche übrigens bei jeder Tasterblasenanschwellung nach unten geschlagen werden), um nach dem Kollabieren der Blase wieder in die Ruhelage zurückzukehren. Mindestens bei jeder intensiveren Blasenanschwellung wird auch das männliche Abdomen nach unten gedrückt. Das Männchen wird also durch den Kopulationsakt mächtig erregt, während man beim Weibchen äußerlich nichts dergleichen wahrnehmen kann.

So geht es mit der Kopulation eine Weile fort, bis das Männchen eine Ruhepause eintreten läßt. Es setzt sich dann gerade auf das Weibchen, welches entweder ruhig sitzen bleibt und die Pause zum Putzen der Beine vermittels der Kiefern benutzt, oder aber es läuft mit dem Männchen auf dem Rücken spazieren. Und so läuft das Weibchen auch in der Natur mit dem Männchen auf dem Rücken davon, wenn das Pärchen beim Begattungsakt gestört wird. Wenn nun das Weibchen herumläuft, zieht das Männchen sein viertes Beinpaar hoch, so daß Femur und Tibia einen sehr spitzen Winkel bilden, und es vermeidet so ängstlich eine Berührung mit den weiblichen Beinen.

Nach einer Weile beginnt das Männchen wieder mit dem Abdomen zu zucken, und die Kopula wird fortgesetzt. Allmählich steigt die Intensität sowohl der Insertion wie der Tasterblasenanschwellungen, d. h. die Blase schwillt besonders

[1] *Lycosa* und *Agalena*-Weibchen haben ja zwei Drüsen, welche vielleicht nicht alle beide Ernährungssekrete bergen.

stark, und die Schwellung bleibt längere Zeit bestehen, dann beginnt sie von neuem, aber ohne daß der Taster losläßt, ja oft genug fällt sie nicht einmal völlig zusammen. Und das kann 40 mal und darüber in so intensiver Weise vor sich gehen. Nach solchen Kraftanstrengungen treten dann meist Erschlaffungen ein, der Taster wird nur einige Male eingeführt, und jede Insertion entspricht dann nur einer schwachen Anschwellung der Blase. Bei schwachen Anschwellungen läßt es sich oft beobachten, daß auch der andere, augenblicklich unbenutzte Taster ebenfalls ein wenig seine Blase zur Schwellung bringt. Nach einer Weile treten wieder intensive Anschwellungen in Erscheinung, dann wieder ein Erschlaffen und dazwischen in geeigneten Zeiträumen Ruhepausen, welche allmählich immer häufiger werden, ein Zeichen des baldigen Endes des Aktes.

Plötzlich springen beide Tiere auseinander, ohne daß man sagen kann, welches von beiden Tieren den Anstoß hierzu gegeben hat. Das Männchen läuft aufgeregt im Glase herum und sucht daraus zu entkommen. Das Weibchen ist fast stets friedlich und tut seinem Männchen nichts zuleide. Nur ein einziges Mal sah ich ein Weibchen ein Männchen der gleichen Art verzehren. Beide hatten aber nicht miteinander kopuliert, und letzteres war verhältnismäßig klein.

Es ist zur Kenntnis der physiologischen Leistungsfähigkeit zweckdienlicher, die Anschwellungen der Tasterblase zu zählen als die Zahl der Insertionen, da ja während einer einzigen Insertion die Blase mehrmls anschwellen kann. Auch müssen wir einen Unterschied zwischen intensiven und nicht intensiven Anschwellungen machen. Nur bei intensiven Anschwellungen wird es möglich sein, daß Sperma ejakuliert wird. Ob freilich jede intensive Anschwellung auch eine Ejakulation bedeutet, läßt sich nicht entscheiden. Es ist dies aber wenig wahrscheinlich. Nach dem ganzen Gebahren des Männchens zu urteilen glaube ich aber doch, daß mehrfach Sperma ejakuliert wird. Und zwar scheinen mir die in mehrfachen Rhythmen auftretenden intensivsten Anschwellungen das äußerliche Kennzeichen hierfür zu sein. Die Blase pulsiert dann förmlich, ohne daß der Apparat von der Epigyne losläßt. Darauf treten meist längere Erschlaffungspausen ein. Die übrigen, weniger intensiven Anschwellungen sind dann weiter nichts als Vorspiele zur Erreichung eines möglichst hohen Reizzustandes, welcher schließlich die Ejakulation auslöst.

Individuell können wir gewaltige Unterschiede in der Kopulationsdauer und in der Zahl der intensiven und gewöhnlichen Anschwellungen beobachten. Ein Pärchen kopulierte 8 Stunden und 17 Minuten und ein anderes 5 Stunden und 59 Minuten. Beim ersten schwoll jeder Taster durchschnittlich 810 mal, davon 329 mal intensiv, beim zweiten 158 mal, davon 125 mal intensiv an. Natürlich zeigen die beiden Taster nicht die gleiche Anschwellungszahl, obige Zahlen sind arithmetische Mittel. Beim ersten Pärchen z. B. schwoll der rechte Taster 644 mal (483 mal intensiv), der linke 976 mal (aber nur 175 mal intensiv) an. Allmählich steigt die Intensität der Anschwellungen, fällt, steigt wieder usw. Eine die Intensität darstellende Kurve müßte sich also mehrfach wellenförmig auf und abbewegen. Anfangs wird der Taster mehrmals gewechselt, ohne daß Ruhepausen eintreten. Sehr bald werden aber die Erholungspausen häufiger und auch von längerer Zeitdauer, ein Zeichen beginnender Ermattung. Immerhin ist auch noch gegen das Ende des Aktes das Männchen noch recht leistungsfähig und überbietet mitunter an Intensität alle vorherigen Anschwellungen. So beobachtete ich beim rechten Taster des Männchens des erstgenannten Pärchens vor Abbruch der

Kopula noch 56 Anschwellungen, von denen 51 intensiv waren. Diese 51 intensiven Anschwellungen erfolgten, ohne daß der Taster von der Epigyne losließ, ein Vorgang, welcher bei intensiven Anschwellungen meist zu beobachten ist.

Nachzutragen habe ich noch, daß die Kopula im Mai stattfindet.

Agalena similis Keys.

Menge (1866—78) schildert ziemlich ausführlich den Begattungsakt und die Aufnahme des Spermas in den Taster. Letzteres zu beobachten hatte ich nicht das Glück.

Der Akt zeichnet sich dadurch aus, daß ein Tasterwechsel nur wenige Male stattfindet, jeder Taster aber eine große Zahl von Malen, oft mehrere hundertmal eingeführt wird, bevor Tasterwechsel eintritt. Im allgemeinen kann man sagen, daß bei jeder Insertion die Hämatodocha nur ein einzigesmal anschwoll (bei *Lycosa* dagegen geschah dies öfters). Nach jeder Tasterinsertion, seltener nach 3 oder 4 Insertionen, wurde der Kopulationsapparat zwischen die Kiefer oder Cheliceren gebracht.

Ein bereits mehrere Tage im Beobachtungsgefäß befindliches Weibchen hat sich einen Trichter mit zwei Ausgängen und davor ein kleines Fangnetz gesponnen. Das Weibchen war stets reichlich gefüttert worden. Am 26. VIII. 1916 früh 6^{30h} tat ich ein Männchen ins Beobachtungsglas. (In der Natur habe ich drei Pärchen am 18. September nachmittags zwischen 3^h und 5^h bei rauher und kalter Witterung kopulierend beobachtet). Das Männchen kroch in den Trichter hinein, und sobald es das Weibchen (wahrscheinlich durch das Gefühl) wahrnahm, spreizte es seine Spinnwarzen und zitterte mit dem Abdomen. Das Weibchen zog sich tiefer in den Trichter zurück.

Nun kroch das Männchen aus dem Trichter heraus, lief aufgeregt auf dem Fangnetz umher, und so ging es eine Weile fort. Beim Umherlaufen drehte es sein Abdomen oft der Wand des Beobachtungsglases zu und spann daselbst äußerst feine, mit dem bloßen Auge nicht erkennbare Fäden an, bis der Trichter und das Fangnetz mit einem weitmaschigen und feinen Gewebe bedeckt war. Vielleicht sollen die feinen Fäden den Zweck haben, Nebenbuhler oder auch andere Eindringlinge fernzuhalten. Während dieses Geschäftes des Männchens hatte sich das Weibchen völlig still verhalten, nun kam es ein wenig aus dem Trichter heraus, begegnete dem Männchen, floh aber schleunigst wieder in den Trichter zurück. Unter ruckweisen Bewegungen (Spinnwarzen waren gespreizt) folgte das Männchen dem Weibchen, welches ihm zunächst sein Abdomen zukehrte, sich dann aber umdrehte, so daß sich die Tiere Kopf gegen Kopf gegenüberstanden.

Das Männchen stieg nun über das Weibchen, welches seine Beine eng an den Körper gezogen hatte, hinweg, wobei es heftig mit den Fühlern trommelte und schließlich das Weibchen mit den Cheliceren an den Beinen in der Gegend der Patellen anpackte, als ob es dieses wegtragen wollte. Wenn das Vorspiel soweit gediehen ist, beginnt dann gewöhnlich die Kopula.

In diesem Falle kam es aber noch nicht dazu, da das Weibchen aus dem unteren Ausgange des Trichters entfloh. Das Männchen folgte nicht, sondern blieb im Trichter, wanderte dann höher hinauf und spann wieder Fäden.

Nach 15 Minuten kehrte das Weibchen in den Trichter zurück, das Männchen machte vier Annäherungsversuche, schritt aber immer noch nicht zur Kopula. Und schließlich begann auch das Weibchen zu spinnen, aber unten am Trichter.

Dabei kroch es zweimal unten zum Trichter hinaus, währenddessen das Männchen oben am Fangnetz wieder feine Fäden spann.

Schließlich näherte es sich dem ruhig mit angezogenen Beinen dasitzenden Weibchen (die Köpfe beider Tiere waren gegeneinander gerichtet), packte es vermittels seiner Cheliceren an dessen Beinen an und trug es davon, immer höher hinauf in den Trichter. Dabei ruhte es unterwegs zweimal kurze Zeit aus.

$8^{07\,h}$ endlich legte das Männchen das Weibchen auf die Seite (Fig. 42) und die Kopula begann mit dem rechten Taster. Das Weibchen verhielt sich während der Kopula absolut still.

Einschalten will ich hier, daß das Vorspiel meist kürzere Zeit dauerte, etwa eine halbe Stunde. Merkwürdig ist auch, daß bei sämtlichen genauer beobachteten



Fig. 42.
Agalena sim. ♂ (dunkler) und ♀ (heller) in Kopula.

Kopulationen der Akt stets mit dem rechten Taster begann. Es kann dies allerdings eine Zufälligkeit des Experiments sein.

Der rechte Taster wird nun in unserem besonderen Beobachtungsfall 72 mal eingeführt, und jedesmal schwillt die Blase einmal an. Die Anschwellung der Hämatodocha geschieht nicht so stoßweise wie bei *Lycosa*, sondern es ist ein ruhiges Anschwellen und Verharren in diesem Zustande zu beobachten, bis die Blase schließlich langsam zusammenfällt. Die Dauer der einzelnen Anschwellung schwankt zwischen 17 und 25 Sekunden. Fast zwischen jeder neuen Insertion wird der Taster durch die Maxillen gezogen, und das geschieht während der gesamten Kopula. Es kommt mitunter vor, daß die Blase nicht wieder zusammenfällt, daß also der Chitinretraktor nicht wirkt. Dann schlägt das Männchen mit dem anderen Taster darauf, und die Blase kollabiert. Hier habe ich auch deutlich wahrnehmen können, wie erst die Hämatodocha geschwellt wird.

$8^{38\,h}$ streicht das Männchen mit dem rechten Taster am Hinterleib des Weibchens und trommelt heftig mit dem linken Taster. Dann läßt es das Weibchen los und läuft umher. Es tritt nun ein Tasterwechsel ein, welcher mit einer kürzeren oder längeren Ruhepause verbunden zu sein pflegt.

Bereits $8^{40\,h}$ nähert sich das Männchen mit zuckendem Abdomen seinem

Weibchen, läuft aber sogleich wieder weg. Das offenbar willige Weibchen läuft ein Stück hinterher. Noch zwei Annäherungsversuche seitens des Männchens fanden statt, und $8^{56\,h}$ packt es nach heftigem Trommeln mit den Tastern das Weibchen mit den Cheliceren, trägt es ein Stück höher hinauf und legt es auf die Seite.

$8^{57\,h}$ wird nun die Kopula mit dem linken Taster fortgesetzt. Oft bewegt sich dabei der rechte Taster rhythmisch mit. Der linke Taster wird 112 mal angesetzt, und eine gleiche Zahl von Blasenschwellungen ist erkennbar. Die Dauer der einzelnen Anschwellung beträgt 13—35 Sekunden, ist $9^{05\,h}$ am längsten und nimmt dann allmählich ab. $9^{49\,h}$ trommelt Männchen mit den Palpen, läßt das Weibchen los, ergreift es aber sogleich wieder und legt es auf die andre Seite. Tasterwechsel hat stattgefunden, und nun wird der rechte Taster ($9^{50\,h}$) 227 mal eingeführt, aber namentlich gegen das Ende hin oft nur kurze Zeit. Die Dauer der Anschwellung schwankt zwischen 17 Sekunden und 1 Minute 7 Sekunden. Das Maximum wurde nach der 70. Insertion ($10^{25\,h}$) erreicht. Mit geringen Ausnahmen blieb diese lange Dauer bis zur 118. Insertion ($11^{15\,h}$) ungefähr konstant, dann erfolgte eine Abnahme, und zum Schluß haftete der Taster kaum noch eine halbe Sekunde.

$11^{57\,h}$ trommelt das Männchen heftig mit den Palpen und läßt Weibchen fahren, nähert sich aber sogleich unter zuckenden Bewegungen des Abdomens, wird aber zunächst zurückgewiesen. Heftiger setzt es nun seine Bewerbungen fort, das Weibchen entfloh jedoch, verfolgt vom Männchen.

$12^{01\,h}$ packt das Männchen sein Weibchen wieder mit den Cheliceren und versucht es in den Trichter zu tragen, was aber erst nach langer mühseliger Arbeit gelang. Und $12^{05\,h}$ wird der linke Taster angesetzt und zwar 109 mal. Die Dauer der Insertion betrug 18—40 Sekunden (Maximum nach dem 67. Male [$12^{38\,h}$]). $1^{07\,h}$ verläßt Männchen das Weibchen unter dem typischen Trommeln der Taster und versucht Tasterwechsel, das Weibchen entflieht abermals. $1^{11\,h}$ wird die Kopula mit dem linken Taster fortgesetzt, doch geschehen die Insertionen außerordentlich rasch. Der Taster haftete noch 45 mal. $1^{21\,h}$ verläßt das Männchen das Weibchen, packt es aber sogleich wieder. Aber $1^{25\,h}$ springen die Tiere aus mir unbekannten Gründen unvermittelt auseinander. Es wird jedoch bald darauf die Kopula mit dem linken Taster fortgesetzt. Der linke Taster inseriert noch 9 mal ordnungsgemäß, und dann erfolgen noch 224 rasche Insertionen, verbunden mit immer schwächer werdenden Anschwellungen der Blase. $2^{25\,h}$ war die Kopula zu Ende. Weibchen jagte hinter Männchen her, welches in dem kleinen Glase nicht entkommen konnte und gefressen wurde. Dies ist der einzige von mir beobachtete Fall einer Kannibalenhochzeit bei *Agalena*, sonst gebärden sich die Weibchen nach der Kopula friedlich.

Die Kopula dauerte also 5 Stunden und 58 Minuten. Der rechte Taster wurde in zwei Phasen 299 mal, der linke in vier Phasen 499 mal eingeführt, wobei aber die letzten 224 mal nicht als vollwertig angesehen werden können. Allmählich steigt die Zeitdauer der Anschwellungen, um gegen das Ende der Kopulation weit unter den Anfangswert zu fallen.

Wieder ganz anders ist der Typus des Aktes bei

Linyphia triangularis Cl.

Beschrieben ist die Kopula dieser Art bei de Geer (1778), Menge (1843 und 1866—78), Ausserer (1867) und Westberg (1900). Hermann hat auch

eine durchaus richtige Abbildung von der Begattung dieser Art gezeichnet, welche Claus in seinem Lehrbuche der Zoologie 4. Aufl. (1887) auf S. 466 wiedergibt. Nur muß man die Abbildung auf den Kopf stellen, da die Linyphiiden mit dem Rücken nach unten an ihrem horizontalen Gewebe leben und auch so kopulieren.

Bei *Linyphia* findet ,von einzelnen Ausnahmen abgesehen, regelmäßig nach jeder Insertion (= Anschwellung in diesem Falle) Tasterwechsel statt. Es wird also stets abwechselnd der rechte und der linke Taster eingeführt.

Da die Kopulation von *Linyphia triangularis* oft schon gut und genau beschrieben ist, werde ich einige Einzelheiten kürzer zusammenfassen können, dafür aber die neuen Gesichtspunkte der Zeitdauer und Zahl der Hämatodochaanschwellungen mehr hervorheben.

Männchen und Weibchen dieser Art leben in der Natur beide an demselben Netze und vertragen sich sehr gut miteinander.

Ein am 26. VII. 1916 gefangenes Weibchen ließ ich im Beobachtungsglas ein horizontales Gewebe spinnen, fütterte es gut und setzte am 2. VIII. früh $6^{38\,h}$ ein Männchen hinzu. Zufällig berührte das Männchen eine am Netz hängende getötete Fliege und begann daran zu fressen. Die Fliege war ein Hindernisobjekt für das Zustandekommen einer baldigen Kopula, weshalb ich sie entfernte.

Sobald das schon mehrere Tage in Gefangenschaft gehaltene Männchen das Weibchen mit den Vorderbeinen berührte, zeigte es typische sexuelle Erregungserscheinungen, bestehend in rhythmischem Zucken des Abdomens und Trommeln der Palpen. Zucken des Abdomens und Trommeln der Palpen geschieht nicht gleichzeitig, sondern abwechselnd. Das Weibchen schien zunächst nicht willig zu sein, es wich dem werbenden Männchen aus. Oft kommen nämlich die Weibchen den Männchen entgegen und zeigen fast ebensolche Begierde wie diese. Das Männchen begann nun ein dreieckiges kleines Netz (Steg Menges) zu weben, kroch oben darauf, rutschte mehrmals darauf hin und her und preßte ein Samentröpfchen auf das kleine Netz. Nun kletterte es auf die Unterseite und tupfte (in der Stellung wie es sonst lebt, mit dem Rücken nach unten) mit den beiden Tastern den Samen auf. Das hatte etwa 10 Minuten gedauert. Nun ging es unter heftigem Zucken des Abdomens und Schlagen der Palpen auf das Weibchen zu, und $7^{31\,h}$ begann die Kopula mit dem rechten Taster.

Eine Umklammerung des Weibchens seitens des Männchens (wie bei *Lycosa* oder *Agalena*) findet hier nicht statt, beide Tiere hängen mit dem Kopf nach unten am Netz, die Köpfe aber einander zugekehrt. Es wird also der rechte Taster eingeführt, der Tasterapparat rollte sich auf, wie es schon öfters beschrieben wurde, und die bernsteingelbe Hämatodocha wird sichtbar. Dann kollabiert die Blase, der linke Taster wird eingeführt, dann wieder der rechte, der linke und so fort, immer abwechselnd der rechte und der linke Taster. Nach einer geringen Anzahl von Insertionen folgt eine kurze, nur Sekunden dauernde Ruhepause, welche dazu benutzt wird, die Taster durch die Maxillen zu ziehen. Und solche kurze Ruhepausen treten stets ein in Intervallen nach je 3—14 wechselseitigen Insertionen, meist mit Durchzug der Palpen durch die Kiefer verbunden. Und nach einer Anzahl kürzerer Pausen tritt eine längere Ruhepause ein, welche wenige Minuten bis eine Stunde und 6 Minuten dauert.

$7^{31\,h}$ begann also der Begattungsakt und bis $7^{36\,1/_2\,h}$ wird abwechselnd der rechte Taster 28 mal, der linke 27 mal eingeführt, dazwischen waren sechs kurze Ruhepausen eingeschaltet. $7^{37\,h}$ geht das Männchen vom Weibchen weg, zuckt

heftig mit dem Abdomen und spinnt einzelne Fäden. Die Dauer einer Insertion (= Anschwellung) variierte zwischen $^1/_2$ und 2 Sekunden. Bis $8^{41\,h}$ hängt es ruhig am Netz, zuckt aber bisweilen mit dem Hinterleib und den beiden Tastern (beide Taster gleichzeitig), dann geht es auf das Weibchen zu, und $8^{42\,h}$ wird die Kopula fortgesetzt bis $8^{44\,1/2\,h}$, während welcher Zeit der rechte Taster 11, der linke 13 mal inseriert (dazwischen drei kleine Pausen). Nach einer längeren Pause von 2 Minuten wieder Fortssetzung der Kopula bis $8^{48\,h}$ (rechter und linker Taster je 12 mal.)

Nun geht das Männchen vom Weibchen weg, bleibt aber in dessen Nähe und bringt anscheinend mit Hilfe der Mundwerkzeuge seinen Tasterapparat in Ordnung. Dann läuft es ein Weilchen am Netz umher, nähert sich aber schließlich mit zuckendem Abdomen und heftigen abwechselnden Tasterbewegungen dem Weibchen wieder, das ihm ein Stück entgegenkommt. Kopula von 9^{06} bis $9^{09\,h}$ (rechter und linker Taster je 21 mal), unterbrochen von 5 kurzen Ruhepausen, welche etwas so Selbstverständliches sind, daß ich sie in Zukunft nicht mehr besonders erwähnen will. Die größeren, minutenlang dauernden Pausen sind fast stets dadurch ausgezeichnet, daß das Männchen ein Stück vom Weibchen wegläuft.

Es ist vielleicht doch ratsam, nun den Begattungsakt wenigstens in verkürzter Tabellenform darzustellen. Ich kann mir so viele Worte ersparen. Die Tabelle ist aber so vereinfacht, daß sie hier nur als Hilfsmittel der Beschreibung dient, die Einzelheiten aber außer Acht läßt. Den Anfang der Paarung habe ich ja schon beschrieben, und es wird daher nicht schwer sein, sich ein plastisches Bild vom übrigen Teil der Kopula zu machen. Die kleinen Ruhepausen berücksichtige ich nicht, und jede Querzeile kennzeichnet den Zeitraum zwischen zwei größeren Pausen. Die unter der Spalte »Bemerkungen« stehenden Zahlen weisen auf die weiter unten stehenden Bemerkungen zu der Tabelle hin. Der Klarheit halber beginne ich in der Tabelle nochmals den Akt von vorn.

Beginn	Ende	Zahl der Insertionen		Bemerkungen
		des rechten Tasters	des linken Tasters	
7^{31}	$7^{36\,1/2}$	28	27	
8^{42}	$8^{44\,1/2}$	11	13	
$8^{46\,1/2}$	8^{48}	12	12	
9^{06}	9^{09}	21	21	
$9^{23\,1/2}$	9^{26}	22	19	
9^{30}	9^{37}	39	38	Nr. 1
9^{38}	$9^{38\,1/2}$	2	2	
9^{51}	9^{65}	43	42	
$9^{65\,1/2}$	10^{04}	46	47	Nr. 2
10^{06}	10^{16}	56	59	Nr. 3
10^{19}	10^{40}	108	112	Nr. 4
11^{01}	11^{07}	38	3	
11^{09}	11^{09}	1	—	Nr. 5
11^{56}	1^{18}	92	9	Nr. 6
	Summe:	519	404	Insertionen

Bemerkungen zu der Tabelle.

Nr. 1. $9^{30\,h}$ war die Dauer der einzelnen Insertion im Maximum 6 Sekunden.

Nr. 2. Nach der 35. Insertion ging der Taster außerordentlich schwer los.

Nr. 3. Nach der 28. Insertion ging der linke Taster sehr schwer los.

Nr. 4. Im Verlaufe dieses Teiles der Begattung läßt es sich mitunter beobachten, wie auch die Tasterblase des anderen gerade nicht benutzten Tasters ein wenig mit anschwillt. Nach der 51., 73., 85. und 97. Insertion geht der rechte Taster schwer von der Epigyne los und nach der 41., 80. und 106. Insertion der linke. Bei der 106. Insertion scheint eine Verletzung des linken Tasters stattgefunden zu haben; denn das Männchen hatte wirklich große Mühe, diesen Taster loszubekommen. Und außerdem wird in der Folge der linke Taster nur noch ganz selten eingeführt.

$10^{40\,h}$ geht das Männchen weg und spinnt ein neues Netz zur Aufnahme von Sperma (bis $10^{55\,h}$). Die Aufnahme des Samens dauerte bis $10^{57\,h}$. $11^{01\,h}$ wird die Kopula fortgesetzt, und anfangs trommelt das Männchen zwischen jeder neuen Insertion heftig mit den Palpen.

Nr. 5. Männchen geht weg und spinnt noch einen neuen Steg (also nun den dritten!) von 11^{10} bis $11^{44\,h}$. Innerhalb zweier Minuten tupfte es wieder Sperma auf und ging in höchster Erregung, außerordentlich heftig mit dem Abdomen zuckend und den Palpen trillernd auf das Weibchen zu. Anfänglich machte es Anstalten, das Weibchen wieder zu verlassen, blieb aber doch da und setzte $11^{56\,h}$ die Kopula fort, anfangs zwischen jeder Insertion mit den Palpen trommelnd.

Daß das Männchen so kurze Zeit hintereinander zwei Stege spann, scheint mit der Verletzung des einen Tasters zusammenzuhängen. Der rechte Taster wurde infolgedessen fast ausschließlich allein eingeführt und daher war sein Vorrat an Sperma bald erschöpft. Es ist aber auch sonst durchaus Regel, daß das *Linyphia*-Männchen innerhalb ein und derselben Kopula mehrere Spermastege spinnt.

Nr. 6. Nach der 62., 63. und 65. Insertion geht der rechte Taster schwer los. Die Dauer der einzelnen Anschwellung der Hämatodocha des rechten Tasters steigt nun bedeutend, und zwar beträgt sie bei der:

75. Anschwellung	1	Minute	17	Sekunden
82. «	2	«	26	«
89. «	3	«	40	«
91. «	2	«	30	«

Von $11^{56\,h}$ sind die kleinen Intervalle zwischen jeder Insertion allmählich immer größer geworden.

Die Kopula selbst dauerte 5 Stunden 47 Minuten, der rechte Taster wurde 519 mal, der linke 404 mal eingeführt; das arithmetische Mittel ist 461, so daß normalerweise durchschnittlich jeder Taster 461 mal hätte inserieren müssen.

Meta segmentata Cl.

hat in der Kopulationsstellung große Ähnlichkeit mit *Linyphia triangularis*. Die sonst auf vertikalem Radnetz lebende Meta kopuliert an horizontalen eigens zu diesem Zwecke vom Männchen gesponnenen Fäden. Männchen und Weibchen stehen sich dabei Kopf gegen Kopf gegenüber und zeigen mit dem Kopfe nach

unten. Die längeren Beine des Männchens überdecken die weiblichen Vorderbeine ein wenig, von einer Umklammerung kann man aber nicht reden. Die beiden Geschlechter vertragen sich gut, und zwar leben die reifen Männchen in der Nähe der Weibchen. Der Kopulationsvorgang ist beschrieben bei Menge (1866—78) und Gerhardt (1911); trotzdem glaube ich deren Angaben wesentlich ergänzen zu können.

Zu einem mehrere Tage im Beobachtungsglas befindlichen Weibchen setzte ich am 29. September nachmittags $2^{40\,h}$ ein Männchen. Das Weibchen hatte ein schönes Radnetz gesponnen. Ich hatte nun die Beobachtung gemacht, daß die Kopula viel besser von statten geht, wenn ich gleichzeitig ein Insekt mit hereingab.

Die beigegebene Fliege wurde sofort vom Männchen ergriffen und umsponnen. Das Weibchen verhielt sich währenddessen völlig ruhig. Erst $2^{50\,h}$ kam das Männchen mit dem Weibchen in Kontakt und zeigte sofort starke sexuelle Erregung durch Zucken des Abdomens und Trommeln der Taster an. Außerdem schlug es heftig mit den Vorderbeinen auf die Vorderbeine des Weibchens. Es folgt nun eine ziemlich lange dauernde Bewerbung, welche mit dem Weben einer besonderen Kopulationsbrücke verbunden ist. Dabei weiß sich aber das Männchen so zu plazieren, daß sich zwischen ihm und dem Weibchen stets das eingesponnene Insekt befindet. Der Körper des Insektes liegt dabei in der gleichen Richtung wie die Körper der Spinnen selbst, steht also nicht etwa senkrecht zu diesen.

Schon während des Einspinnens der Fliege hat das Radnetz des Weibchens stark gelitten, wird aber nun weiterhin absichtlich vom Männchen zerbissen und die so freiwerdenden Fäden vom Männchen verstärkt, bis schließlich von irgendeinem festen Punkt bis zu der eingesponnenen Fliege eine feste aus mehreren Fäden bestehende Brücke vom Männchen gesponnen ist. Von diesen Fäden zeichnet sich meist einer durch seine besondere Stärke aus.

Das Männchen ist aber während dieses Spinnaktes nicht einseitig damit beschäftigt, sondern tut noch mancherlei, was man für direkte Werbung halten muß. Dabei wird in geschickter Weise die gefangene Fliege benutzt. Ist das Weibchen vor dem Männchen geflohen, was anfangs sehr oft vorkommt, so bewegt das Männchen die Fliege, erschüttert wohl auch sonst mitunter das Gewebe. Dem kann das Weibchen nicht widerstehen. Neugierig eilt es herbei, wohl in der Meinung, ein Beutetier habe sich gefangen. Kaum hat es die Fliege gepackt, so schlägt das Männchen wieder mit den Vorderbeinen von unten auf die Vorderbeine des Weibchens (die Tiere hängen jetzt mit dem Rücken nach unten am Gewebe), und dieses Schlagen halte ich für ein Bewerbungs- oder Beruhigungsmittel für das Weibchen. Bei allen bisher behandelten Arten kommt den Vorderbeinen eine gewisse Rolle bei der Bewerbung zu, aber längst nicht in so ausgeprägtem Maße wie hier.

Wütend fährt während der Bewerbung das Weibchen oft auf das Männchen zu, das sich kaltblütig hinter die Fliege deckt und diese als Schutzwehr zu benützen weiß. Als ob nichts geschehen sei, schlägt das Männchen wie begütigend mit den Vorderbeinen weiter, bis das Weibchen wieder entflieht. Dies wiederholt sich mehrmals, und in den Zwischenräumen verstärkt das Männchen die Brücke, an der es nur mit dem dritten und vierten Beinpaar hängt, dann lockt es das Weibchen in der oben geschilderten Weise wieder herbei. Bisweilen werden die Weibchen auch durch ein Ziehen an den Gewebsfäden angelockt.

Hält nun das Männchen seine Brücke für stark genug, so treibt es das Weibchen auf die andere Seite, so daß es nun den Platz inne hat, den vordem das Männchen einnahm. Und das Männchen verstärkt nun auch die andere Seite der Brücke, beißt Fäden durch und spinnt neue, stellt also auf diese Weise zwischen Fliege und dem nächsten festen Punkt die Fortsetzung der auf der anderen Seite begonnenen Brücke her.

Hat nun das Männchen auf beiden Seiten eine feste horizontale Brücke fertiggestellt, so schreitet es meist sofort zur Kopula. Es schlägt heftig von unten auf die Vorderbeine des Weibchens, oder zuckt wohl auch mit dem Abdomen und springt plötzlich an das Weibchen heran, wobei es seine geöffneten Cheliceren gegen die Unterseite des weiblichen Cephalothorax stemmt. Im selben Augenblicke wird der rechte Taster eingeführt ($5^{33\,h}$), und die Hämatodocha schwillt 18 mal an. Eine Minute und 40 Sekunden dauerte dieser Vorgang, und damit war die Kopula zu Ende.

Also bei *Meta* wird nur ein Taster einmal eingeführt, und eine nur geringe Zahl von Tasterblasenanschwellungen ist zu beobachten. Sicher ist allerdings, daß die Kopula mehrmals stattfindet, so sah ich einige Weibchen an drei verschiedenen Tagen kopulieren. Eine Paarung findet auch dann statt, wenn sich kein Beutetier im Netz befindet, aber man hat den Eindruck, als ob dann das Männchen nicht recht aktiv ist. Solange die Männchen geschlechtlich erregt sind, fressen sie nicht von dem als Schutzwehr oder Köder für das Weibchen dienenden Beutetier. Sie sind also viel mehr bei der Sache, der Geschlechtstrieb verdrängt dabei den Trieb der Nahrungsaufnahme gänzlich. Auch männliche Spinnen, welche längere Zeit gehungert haben, machen von dieser Regel nur selten eine Ausnahme, nach der Begattung verschmähen sie dagegen einen fetten Bissen nicht.

Zur Gundlage für meine biologischen Untersuchungen habe ich die physiologische Leistungsfähigkeit des Begattungsapparates gemacht. Daher bin ich auf die große Zahl der biologischen Probleme, welche Montgomery und die Peckhams aufrollen, nicht eingegangen. Einen Punkt der Montgomeryschen Untersuchungen möchte ich aber nicht umgehen, nämlich wie kommt es, daß die Taster zu Begattungsorganen geworden sind, und wie ist der verwickelte Prozeß der Spermaabgabe auf ein besonderes Spermanetz und die Aufnahme des Spermas durch die Palpen zu erklären?

Montgomery gibt selbst an, daß erst die Tetrapneumones untersucht sein müssen, bevor hier sichere Schlüsse gezogen werden können. Immerhin sind seine Ausführungen recht beachtlich. Er schreibt ursprünglich den Tastern Haltefunktion zu, später ist diese auf die Beine übergegangen. Während der Kopula aus den Geschlechtsöffnungen herabtropfender Same wurde dann von den Tastern aufgefangen und nachträglich noch in die Geschlechtsöffnung gestopft. Später fand dann keine direkte Übertragung des Samens von männlicher zu weiblicher Öffnung mehr statt, sondern durch Vermittlung der Taster, die sich für diesen Zweck immer mehr differenzierten. Das aus der Geschlechtsöffnung tretende Spermatröpfchen wurde vielleicht anfänglich einfach auf das gewöhnliche Netz gebracht (wie heute noch bei *Theridium tepidariorum*), erst später ist der Bau eines besonderen Spermanetzes herausentwickelt worden. Entgegengesetzt diesen Anschauungen sind die Beobachtungen Heymons (1901) über *Galeodes*, die Montgomery ebenfalls erwähnt. Hier sind es die Cheliceren, welche das während der Kopula auf die Erde geträufelte Spermatröpfchen aufnehmen und in die weibliche Öffnung stopfen.

D. Anatomische Ergebnisse und Physiologie der Begattung.

Das letzte Ziel jeder morphologischen Untersuchung muß eine physiologische Betrachtung der Dinge sein. Dazu kann uns die Morphologie, die Histologie, ja vielleicht sogar die Biologie nur Mittel zum Zweck sein. Denn an und für sich kann es uns völlig gleichgültig sein, ob ein Retinaculum am männlichen Apparat so oder so gestaltet ist. Aber in dem Augenblick, wo wir erkennen, daß mit der bestimmten Gestalt des betreffenden Retinaculums eine bestimmte Funktion verbunden ist, gewinnt natürlich auch die Morphologie erhöhte Bedeutung. Ohne genaue morphologische, histologische und biologische Kenntnisse können wir physiologische Probleme nicht entwickeln. Und aus diesem Grunde will ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen nochmals kurz zusammenfassen, bevor ich die Physiologie der Begattung erörtere. Ich durchbreche damit allerdings eine Sitte, welche fordert die Ergebnisse am Schlusse zusammenzustellen. Ich halte aber mein Vorgehen für gerechtfertigt, da eine Auffrischung der Hauptergebnisse für das Verständnis der physiologischen Verhältnisse nur von Vorteil sein kann.

Der männliche Apparat ist aus dem nicht differenzierten Taster abzuleiten und zwar speziell aus dem letzten Glied. Der bei *Segestria* noch einheitliche Genitalbulbus differenziert sich einmal zu blasigen und membranösen Teilen (aus der zwischen Tarsus und Metatarsus befindlichen Gelenkhaut), oder er ist in verschiedener Weise chitinisiert.

Ein einfacher Kopulationsapparat besteht wenigstens aus dem Schiffchen, dem Genitalbulbus und dem Eindringer. Es ist aber möglich, daß auch noch eine Hämatodocha hinzukommt, falls von den älteren Autoren eine solche bei *Segestria* u. a. übersehen worden ist. Bei den komplizierten Apparaten, wie sie hier untersucht wurden, zeigt der Bulbus die weitestgehende Differenzierung. Ein komplizierter männlicher Apparat besteht aus fünf Hauptteilen, von denen streng genommen phylogenetisch der vierte und Teile des fünften als Abkömmlinge des Bulbus zusammengehören. Der zweite und dritte Hauptteil gehören ebenfalls eng zusammen als Abkömmlinge der Gelenkhaut. Die fünf Hauptteile sind:

1. Das Schiffchen: Es enthält Nerven und nur an der Basis Muskeln, sein Alveolus gibt der Hämatodocha die Insertion. Differenzierungen des Schiffchens können zu einem Retinulum werden (*Li yphia*, *Meta*), auch sonst kann es noch Fortsätze besitzen, deren Funktion wir zurzeit noch nicht kennen (*Meta*).

2. Die Hämatodocha: Eine dünne chitinöse, im Ruhezustand linksspiralig zusammengedrehte, infolge Blutdrucks rechtsspiralig sich aufrollende schlauchförmige Blase. Eine stellenweise stärkere Chitinisierung der Blase führt zur Bildung von Chitinretraktoren und zur allmählichen Herausdifferenzierung eines besonderen Hauptteiles.
3. Die Basalschale: Die einfachste Patina ist eine plattenartige Verdickung der Hämatodocha (*Meta*), die sich halbringförmig krümmen (*Lycosa*) oder aber auch zur geschlossenen ringförmigen Patina werden kann (*Agalena*, *Linyphia*). Zweck der Patina ist es in erster Linie dem Spermakanal einen festen Haftpunkt zu geben und zweitens, die Hämatodocha zu spannen (wie dies auch der Zweck der verdickten Alveolusränder ist). Bei der offenen Patina (*Meta*, *Lycosa*) wird die offene Seite von der Hämatodocha bedeckt, welche dann nur von der Spermakanalkapsel gespannt gehalten werden kann. Bei den geschlossenen Basalschalen (*Linyphia*, *Agalena*) spannt also die Basalschale den apikalen Teil der Hämatodocha, und zwischen Patina und Kanalkapsel bildet sich eine kleinere schlauchförmige Blase aus, die Hämatodochula, welche eigentlich ein abgeschnürter Teil der Tasterblase ist. Dann ist auch ein besonderes Orificium patinae, eine Kommunikation zwischen Hämatodocha und Hämatodochula vorhanden. Apikal ist die Patina gegen das Lumen der Hämatodochula weit geöffnet. Stets läßt sich auch ein Chitinwall feststellen (Schutzorgan für die Basis des Spermakanals), welcher mit dem Sattel (bei *Agalena* nicht vorhanden) der Kanalkapsel eine Art Verfalzung (*Lycosa*, *Meta*) oder scharniergelenkähnliche Verbindung (*Linyphia*) eingehen kann. Die Verfalzung hat nur im Ruhezustand Bedeutung (*Meta*, *Lycosa*).
4. Die Spermakanalkapsel: ist sehr verschieden gestaltet, aber ihre Form wird vom Spermakanal bedingt. Mitunter durch Spangen versteift, bald stärker, bald schwächer chitinisiert, sitzt sie mit dem Sattel dem Chitinwall der Patina auf. Sie gibt Schutz dem Spermakanal und der in diesen mündenden Drüse (nur bei *Linyphia* zwei Drüsen). Oft gibt sie Retinaculis den Ursprung (*Linyphia*, *Lycosa*, wahrscheinlich auch *Meta*). Von ihr geht ein Verbindungsschlauch nach dem Stema, welcher bei *Linyphia* klein, bei *Meta* und *Agalena* ansehnlicher und am voluminösesten bei *Lycosa* ist.

5. Das Stema: ist kein einheitlicher Körper. Ursprünglich gehören ihm nur der Embolus und vielleicht auch der Konduktor an. Erst später sind Deckplatte, Stützapparat und Retinacula hinzugetreten, welche möglicherweise aus dem Genitalbulbus abzuleiten sind. Besondere, oft mit gezähntem Rand versehene Gebilde (Deckplatte bei *Agalena*, Stemaretinaculum bei *Lycosa* und *Linyphia*) treten mit dem weiblichen Apparat als Verankerungsorgane in Beziehung, und diese sind besonders geeignet Korrelationen herbeizuführen.

Aber auch andere Organteile können Korrelationen bewirken (*Lycosa;* Retinaculum — Quertasche). Schutzorgane gegen ein Losreißen des Stemas, der Kapsel usw. vom Schiffchen sind bei der dünnen Hämatodocha unbedingt nötig und stets in irgendeiner Form vorhanden. (Chitinretraktor, Retinula [*Agalena*, *Linyphia*], Retinulumborste an der Tibia bei *Linyphia*). Auch ein Überspannen der Blase wird dadurch verhindert, bei *Meta* durch besonderen Fortsatz der Tibia, welcher sich gegen die Kapsel stemmt. Zwischen Basalschale und Kapsel bietet der chitinisierte Spermakanal genügend Schutz gegen Losreißen und Überspannen der Hämatodochula.

Dem weiblichen Apparat fehlt ein besonderes Kopulastadium vollkommen.

Wir unterscheiden an ihm:

1. Die äußersten Teile (Epigyne): bestehen aus epigynealer Platte als Haupt- und sozusagen Skelettstück. Auf dieser treten jederseits epigyneale Falten auf (Järvische Hypothese), die uns Material zur Ableitung im morphogenetischen Sinne bieten. Das zwischen den epigynealen Falten befindliche Chitinstück heißt Mittelstück und kann mannigfaltig differenziert sein (*Linyphia*, *Lycosa*, *Meta*), oder aber auch ganz fehlen (*Agalena*). Zwischen Mittelstück und epigynealer Platte bilden sich die epigynealen Falten vom Eingang in die Receptacula ab zu Befruchtungsrinnen (*Meta*, *Lycosa*, vielleicht *Linyphia*) oder zu Befruchtungskanälen aus (*Agalena*), welche Sperma in die Vagina zu leiten vermögen.

   Die epigynealen Falten können sich vergrößern, teilweise verwachsen und beckenförmig (*Agalena*) oder trichterförmig (*Li yphia*) einsenken. Bei *Linyphia* werden noch besondere Spiralleisten ausgebildet, welche ein Muttergewinde für das Retinaculum des Tasters der anderen Körperhälfte und deren Furchen vielleicht den Weg für zur Befruchtungsrinne wanderndes Sperma darstellen.

2. Die Receptacula seminis: Ihre Zahl ist verschieden, mindestens paarig. Stets ist ein besonderer zuführender Kanal vorhanden (Begattungsgang), der primärer Natur ist, wenn er von den Receptaculis direkt abzuleiten ist (wie bei den hier behandelten Arten), sekundärer aber, wenn er aus der Umbildung epigynealer Falten entsteht (*Linyphia pusilla*, *Latrodectus* u. a.). Die Receptacula sind bei den hier erwähnten vier Formen äußeren Ursprungs, nach v. ENGELHARDT sind sie dann inneren Ursprungs, wenn sie noch als Divertikel der Scheide erkennbar sind. *Meta* ist ein Zwischenglied zwischen beiden, und bei den anderen drei Arten sind die Receptacula weiter ventralwärts und nach vorn gewandert. Wo Befruchtungskanäle auftreten (*Agalena*), ist deren Herkunft aus epigynealen Falten nicht immer sicher zu beweisen. Die Befruchtungskanäle wandern dann völlig ins Innere, verbinden sich organisch mit den Receptaculis und streben der Vagina zu. In die Receptacula münden an örtlich streng begrenzten Stellen Drüsen (bei *Meta* und *Linyphia* eine, bei *Lycosa* und *Agalena* zwei Drüsen). Bei *Agalena* sind jederseits 3 Receptacula vorhanden, von denen eines zum Drüsenkanal umgebildet erscheint.
3. Die Vagina (Uterus externus): und vereinigte Ovidukte (Uterus internus) gehören eigentlich nicht hierher und sind nur nebenbei besprochen worden.

Die Beziehungen zwischen männlichem und weiblichem Organ sind durchaus nicht so überaus innige. Bei den beiden Arten, welche mir vollgültige Beweise lieferten (*Lycosa* und *Agalena*), wurde nur die Spitze des Embolus wirklich in den Begattungsgang eingeführt. Zum Zwecke der Verankerung griffen die Retinacula an Stellen ein, welche aus epigynealen Falten hervorgegangen waren (Quertaschen und Mulden bei *Lycosa*, spiraliges Muttergewinde bei *Linyphia*), oder aber das Retinaculum war zu einem Verklammerungsorgan (zu einem Retinulum) geworden, und andere Organteile besorgten die Verankerung (Deckplatte, Patellafortsatz, Tibia und vielleicht Stiel des hammerförmigen Retinaculums bei *Agalena*). Der Embolus des rechten Tasters wird auch in den Begattungsgang der rechten Epigynehälfte eingebracht. Bei *Linyphia* dient der Scapus dem Embolus möglicherweise als Wegweiser.

Im männlichen Kopulationsapparat findet sich kein Muskel, welcher in der Lage wäre, diesen vom Ruhe- in den Kopulazustand zu versetzen. Vertreten wird die Muskelkraft durch die Kraft des Blutdrucks und

die Muskelwirkung durch die je nach Bedarf mehr oder weniger schwellbare Hämatodocha. Und durch diese höchst einfache Lösung wird eine Vielgestaltigkeit der Bewegung erreicht, wie sie nur durch eine Unzahl von Muskeln möglich wäre. Man bedenke nur, bei *Linyphia* soll eine Schraubenspirale in ein entsprechendes Muttergewinde eingedreht werden, ohne daß der Taster selbst wesentlich seine Lage verändert. Nun wird allerdings das spiralige Retinaculum höchstwahrscheinlich nicht in sämtliche sechs entsprechenden Windungen eingedreht, vielleicht geben die Windungen des weiblichen Apparates beim Eindrehen teilweise etwas nach, daß der Rest des männlichen Retinaculums einfach einschnappt. Immerhin bleibt es doch noch ein höchst verwickelter Vorgang, der mit den einfachen Mitteln einer spiralig anschwellenden Tasterblase gelöst wird. Oder nehmen wir die Verhältnisse bei *Lycosa* und *Agalena*, letzten Endes wird die Verklammerung und die Verankerung doch nur durch die Anschwellung der Hämatodocha bewirkt. Bei *Agalena* hilft allerdings auch die Muskulatur der Tasterglieder mit. Die Hämatodocha hat, darüber kann kein Zweifel sein, die Funktion den männlichen Apparat in eine Lage zu bringen, welche ein Einbringen des Samens in die weibliche Geschlechtsöffnung ermöglicht. Wie kommt nun aber der durch ein Anschwellen der Hämatodocha bedingte Kopulazustand zustande?

Niemals wird man beobachten können, daß die Blase anschwillt, ohne daß der Taster an die weibliche Epigyne gebracht wird. Bei meinen biologischen Versuchen hatte ich einmal ein auf das höchste erregtes Männchen von *Lycosa amentata* und ein völlig apathisches Weibchen beobachtet. Trotz lebhaftester Gegenwehr erzwang das Männchen die Kopula. Als es aber den Taster ansetzen wollte, schwoll die Blase nur ganz wenig an. Das Männchen versuchte es bald mit dem rechten, bald mit dem linken Taster, der Taster haftete nie, und die Hämatodocha kam über die schon anfangs bemerkte geringe Anschwellung nicht heraus. Ich trennte darauf die beiden Tiere; denn ich vermutete ein unreifes Weibchen vor mir zu haben. Wie war ich aber erstaunt, als ich feststellen mußte, daß das gar kein Weibchen, sondern ein unreifes Männchen war.

Jedenfalls lehrt uns dieser Fall, daß eine normale Entfaltung des männlichen Kopulationsapparates nur unter normalen Bedingungen möglich ist. Ein andermal war ein Männchen, ebenfalls von *Lycosa amentata*, verkehrt auf das Weibchen gestiegen, so daß die Köpfe in gleicher Richtung schauten. Natürlich war auch so eine Kopula nicht möglich. Es muß eine bestimmte Lage des Tasters schon vorhanden

sein, bevor überhaupt die Möglichkeit einer Begattung besteht; denn die spiralige Aufrollung der Hämatodocha vermag auch nur in ganz bestimmtem Sinne zu wirken. Die Lage des Tasters scheint dabei im wesentlichen überall gleich zu sein (Fig. 41 und 42), wobei zu beobachten ist, daß Formen, deren Tasterglieder bei der Verankerung eine Rolle spielen, den Taster selbst ebenfalls fest an die Epigyne pressen müssen.

Sobald ein Männchen das Weibchen umklammert hat bzw. sich in der für die betreffende Art charakteristischen Kopulalage befindet, wird es seinen Taster an die Epigyne bringen. Kurz bevor der Taster die Epigyne erreicht hat, schwillt seine Blase schon ein wenig an, wodurch im allgemeinen nur die Retinacula in Kopulalage versetzt werden. Auch kann man beobachten, daß der Tasterapparat herumklappt, das heißt, aus der ursprünglich distalen Lage in eine proximale übergeht. Zum Verständnis braucht man nur einige Abbildungen des Kopula- und Ruhezustandes zu vergleichen. Dieser Vorgang ist stets mit einer spiraligen Drehung verknüpft. Ich werde das dann noch an einigen Beispielen erläutern. Dieses Vorstadium des Kopulazustandes bewirkt aber auch bereits Verklammerungen wie bei *Agalena* (vgl. Fig. 10, welche ein solches Vorstadium darstellt).

Sämtliche Teile des Begattungsorgans befinden sich jetzt in einer Stellung, welche ein Einschieben desselben in die weibliche Epigyne ermöglichen, der Embolus kann aber noch nicht eingeführt werden. Nehmen wir nun an, der Apparat sei eingeschoben worden. Im selben Augenblick schwillt die Hämatodocha und, wo eine solche vorhanden ist, auch die Hämatodochula stärker an, wodurch das Stema und meist auch die Kapsel fester an die Epigyne gepreßt werden. Der verstärkte Blutdruck wird sich aber auch überall da stärker bemerkbar machen, wo membranöse Stellen sind, so an den Retinaculis, welche damit noch stärker gegen die Epigyneteile gepreßt werden. Nun erst ist der Taster fest verankert, wobei das Stema meist auch noch eine etwas andere mehr gegen die Epigyne gerichtete Lage einnimmt. Dadurch ist es aber gleichzeitig bedingt, daß der Embolus in den Begattungsgang eingeschoben wird.

Am besten wird uns dieser im einzelnen natürlich verschiedene Prozeß an einigen Beispielen klar werden. Nehmen wir einmal *Agalena*. Im Ruhezustand (Fig. 8) ist die Hämatodocha linksspiralig zusammengedreht und völlig im Alveolus verborgen, so daß wir von ihr nichts wahrnehmen. Von der Hämatodochula ist auch nichts zu bemerken, und das Stema zeigt distalwärts. Nun kommt der Blutdruck und zwingt die linksspiralig zusammengedrehte Tasterblase, sich rechtsspiralig

aufzurollen, der Widerstand des Chitinretraktors wird aber nur zum Teil überwunden. Dabei kommt der Begattungsapparat extrors zu liegen und klappt herum, zeigt also jetzt proximalwärts. Der Fortsatz der Tibia (*tf*) schiebt sich zwischen die Kapsel, verhindert ein weiteres Herumklappen und hält den Apparat in einer Lage, welche ein Eingreifen des hammerförmigen Retinulums in die entsprechende Grube der Tibia gestattet. Der Blutdruck schwellt naturgemäß auch den Verbindungsschlauch, und dadurch erst wird das hammerförmige Retinulum (*rs*) zum Eingreifen in die Tibiagrube veranlaßt. Es hat nun also eine Verklammerung zwischen Stema und Taster stattgefunden, welche beim Einschieben in die Epigyne von Wichtigkeit ist. Die Hämatodochula ist aber noch nicht merklich angeschwollen, und das hat seinen Grund darin, daß der chitinisierte Spermakanal dem noch verhältnismäßig schwachen Blutstrom zu starken Widerstand entgegengesetzt. Der Spermakanal verbindet ja bekanntlich Basalschale und Kapsel, und so wird man es verstehen, daß ein schwacher Blutdruck hier nicht wirksam sein kann. Da zwischen dem an dem Orificium patinae befindlichen Chitinstück (*os*) und dem Chitinretraktor eine Art gelenkiger Verbindung besteht, braucht der Chitinretraktor auch nur zu einem kleinen Teil dem schwachen Blutdruck nachzugeben. Das ist das Vorstadium zur Kopula (Fig. 10). Und nun wird der Apparat in die Epigyne eingeschoben (Fig. 38).

Jetzt können wir auch die Bedeutung der Verklammerung erst voll ermessen. Wäre sie nicht vorhanden, so würde das Stema abgedrängt werden, und die Deckplatte könnte sich nicht fest gegen die innere Wand der Epigyne legen. Die Verankerung wird also dadurch fester. Aber das ist es nicht allein, was die Verklammerung bedeutsam macht, denn so ist auch dem Embolus ein ganz bestimmter Weg vorgeschrieben.

Sobald der Apparat eingeschoben ist, verstärkt sich langsam der Blutdruck, die Hämatodocha schwillt stark an und überwindet den Widerstand des Chitinretraktors völlig. Dabei muß aber naturgemäß die linksgedrehte Hämatodocha sich noch mehr rechtspiralig aufrollen, was weiterhin eine Drehung der Basalschale um 180° bedingt (vgl. Fig. 10 und 38). Da sich aber die Spermakanalkapsel und das Stema nicht mitdrehen können, sie sind ja verklammert und teilweise bereits in die Epigyne eingeführt, so kann sich nur die Basalschale allein drehen. Das ist aber nur denkbar, wenn sich die Hämatodochula links spiralig aufrollt (im Gegensatz zu der sich rechtsspiralig aufrollenden Hämatodocha). Wir hätten hier also die seltene Ausnahme, daß ein Organteil im Ruhezustand rechtsspiralig gewunden sein muß; denn sonst kann

er sich nicht linksspiralig aufrollen. Ich hatte schon früher darauf hingewiesen, daß die Basis des Spermakanals schwächer chitinisiert ist als der übrige Teil. Und dieser schwach chitinisierte Teil wird einer Drehung der Basalschale keinen allzugroßen Widerstand entgegensetzen.

Bei der stärker und stärker werdenden Anschwellung der Hämatodocha und Hämatodochula wird die Spermakanalkapsel und das Stema immer mehr gegen die Epigyne gedrängt und dadurch der Embolus in die Begattungsöffnung des Weibchens eingeführt. Wir sind auf dem Höhepunkt angelangt, die Ejakulation kann beginnen.

Es ist durchaus nicht so leicht zu entscheiden, ob der Blutdruck allein die Ejakulation des Spermas bewirkt. Früher glaubte man ja (Bertkau [1884] und Wagner [1886]), das Blut dränge durch die Meatus sanguinis, für welche man die Drüsenporen hielt, in den Spermakanal ein und triebe das Sperma heraus, so daß in das weibliche Receptaculum das Sperma mit Blut untermischt ejakuliert würde. Davon kann natürlich keine Rede sein. Wäre es denn aber nicht denkbar, daß der Druck, den das Drüsensekret ausübt, das Sperma heraustreibt? Ich könnte mir ganz gut vorstellen, daß die Drüse heftig sezerniert und einen Sekretstrom erzeugt, welcher die Spermatozoen mitreißt. Nun reicht die Drüse allerdings nicht bis zur Basis des Samenkanals, und dort befinden sich meist auch noch Spermatozoen. Nun könnte ja der Sekretstrom schließlich so stark sein, daß er auch die an der Spermakanalbasis befindlichen Spermatozoen mitreißt und so wie eine Pumpe wirkt. Ist das der Fall, so können die Spermatozoen ohne die Wirkung des Blutdruckes aus dem Kanal ejakuliert werden. Und man muß tatsächlich erstaunt sein, wenn man Drüsen von gerade kopulierenden und solche von nicht kopulierenden Männchen untersucht, wie gänzlich anders die Drüsen bei ersteren aussehen. Große zahlreiche Vakuolen in den Drüsen, und durch die Drüsenporen sieht man förmlich das Sekret fließen, das den Kanal völlig erfüllt (Fig. 25).

Wie aber wird die Drüse zur Sekretion angeregt? Hierfür glaube ich sicher den Blutdruck verantwortlich machen zu können; denn Nerven finden sich nur bis zum Schiffchen, und im ganzen übrigen Apparat ist auch nicht eine Spur davon zu erkennen. Der Blutdruck übt, namentlich wenn er stark genug ist, einen Reiz auf die Drüse aus, und diese sezerniert. Mag man sich das nun mechanisch vorstellen, daß der Blutdruck das Sekret aus der Drüse herauspreßt, oder in verfeinerter Weise, daß dadurch ein Reizzustand entsteht. Die Tatsache bleibt jedenfalls bestehen, der Blutdruck bewirkt direkt die

Drüsensekretion und dadurch indirekt auch die Spermaejakulation. Übrigens wird z. B. auch von Säugetieren berichtet, daß das Sekret der Prostatadrüsen Reste des Spermas nach außen schiebt.

Bei Formen, deren Samenkanal basal schwächer chitinisiert ist (*Lycosa*, *Agalena*), halte ich jedoch die Möglichkeit, daß der Blutdruck auch direkt (wenigstens auf das basale Ende des Kanals) wirkt, nicht für ausgeschlossen. Höchstwahrscheinlich wirken dann Drüsensekretion und Blutdruck zusammen.

Vergleichen wir die im biologischen Teile gewonnenen Resultate, so können wir allgemein gegen das Ende der Begattung eine Zunahme der Intensität der Tasterblasenanschwellungen wahrnehmen, sei es der Zahl nach (*Lycosa*) oder der Dauer (*Agalena*, *Linyphia*). Und eine Zunahme der Intensität könnte demnach Zunahme des Blutdrucks und Zunahme der Sekretion bedeuten. Aber ganz so einfach kann es doch nicht sein. Wir können unmöglich annehmen, daß jede intensive Anschwellung einer Ejakulation gleichzusetzen wäre. Mit Ausnahme von *Meta* scheinen allerdings mehrfach Ejakulationen zu erfolgen. Man vergleiche z. B. Fig. 25. Das dieser Abbildung zugrunde liegende Präparat entstammt einem mitten in der Kopula getöteten Männchen von *Agalena*. Die Drüse hat heftig sezerniert, eine Ejakulation muß soeben stattgefunden haben, und geringe Reste von Sekret sind in der Drüse noch zurückgeblieben. Es wäre denkbar, daß bei jeder Ejakulation nur ein kleiner Teil neuen Sekrets hinzuträte. Andererseits wäre es aber auch möglich, daß nach jeder Ejakulation neues Sekret gebildet wird. Darauf deuten namentlich auch die nach jeder intensiveren Tasterblasenanschwellung auftretenden Ruhepausen hin. So unwahrscheinlich das auch klingt: Neubildung von Sekret innerhalb weniger Minuten (5—6 Minuten dauert ja eine solche Ruhepause wenigstens), so brauche ich doch nur an den Menschen zu erinnern, dessen Prostatasekret auch innerhalb verhältnismäßig kurzer Zeit ergänzt wird.

Ich bemerkte oben, bei *Lycosa* und *Agalena* hielte ich es für möglich, daß auch der Blutdruck direkt auf die Basis der Spermakanalwandung wirken kann. Unbedingt so sein muß es nicht, es läßt sich nämlich die schwächere Chitinisierung auch dadurch erklären, daß sich bei *Agalena* und *Lycosa* die Basalschale zu drehen vermag, was wiederum nur bei schwächerer Chitinisierung der Kanalbasis möglich ist.

Bei *Linyphia* dagegen ist es gänzlich ausgeschlossen, daß der Blutdruck irgendwie eine direkte Wirkung hat. Die Chitinisierung des Spermakanals ist hier überall gleichmäßig stark, so stark, daß sie sogar der Präpariernadel beträchtlichen Widerstand leistet. Bei *Linyphia*

ist außerdem an dem der Basis genäherten Teile des Kanals noch eine zweite Drüse vorhanden (ich habe sie früher beschrieben), und diese wird den Sekretstrom der anderen Drüse wesentlich verstärken können.

Nun sind wir aber ganz vom Kopulationszustand unserer *Agalena* abgekommen. Allmählich waren die Blasen angeschwollen, der Blutdruck läßt nach. Der elastische Kanal, bestrebt in seine Ruhelage zurückzukehren, desgleichen auch der Chitinretraktor schnappen zurück. Zunächst wird sich die Basalschale um 180° zurückdrehen, dann wird der Tasterapparat aus der Epigyne herausgezogen, und nun erst fällt die Hämatodocha (sich links zusammendrehend) ganz zusammen. Das Stemaretinulum löst die Verklammerung, und der Chitinretraktor zieht den ganzen Apparat in den Ruhezustand zurück. Der krampfartige Zustand des Tasters löst sich, und der Taster wird zwischen die Kiefer genommen, dort vielleicht (?) befeuchtet, und der Vorgang beginnt von neuem. Wenn nach der Insertion der Chitinretraktor nicht funktioniert, so schlägt das Männchen mit dem anderen Palpus auf den gerade gebrauchten Taster darauf, und dann fällt die Hämatodocha zusammen.

Etwas kürzer werde ich mich bei dem gleichen Prozeß von *Lycosa* fassen können. Fig. 34 stellt eigentlich noch nicht den vollwertigen Kopulationszustand dar, sondern eher ein Vorstadium. Schwillt die Hämatodocha noch mehr an, so muß einerseits die Verankerung fester werden und andererseits der Apparat mehr an die Epigyne herangedrückt werden, was auch ein tieferes Einführen des Embolus zur Folge haben muß. Ich will nun nicht im einzelnen den Vorgang nochmals wiederholen, nur möchte ich hervorheben, daß hier natürlich der Stemablase eine erhöhte Bedeutung zukommt. Ihre Schwellung bedingt eine entsprechende Lagerung des Embolus, des Stemaretinaculums und des Konduktors. Als Retraktor der Stemablase funktioniert einmal der Spermakanal, welcher auch die im Kopulazustand beobachtete Vorstülpung der Embolusspitze zurückzieht, und dann wahrscheinlich der schon früher skizzierte Teil des Stützapparates (Fig. 14 st_1).

Trotzdem ich von *Linyphia* die Beziehung des Männchens zum Weibchen nicht mit Sicherheit habe feststellen können, möchte ich doch nochmals darauf eingehen.

Die im Ruhezustand linksspiralig zusammengedrehte Hämatodocha dreht sich rechts herum auf und dreht dadurch den Begattungsapparat extrors, welcher gleichfalls von der distalen in die proximale Lage übergeht. Dabei ergreift das Schiffchenretinulum die Patina und hält sie fest. Auch die Hämatodocha schwillt an, aber nicht spiralig; denn

dies verhindert das Scharniergelenk und der stark chitinisierte Samenkanal. Ob nun gleichzeitig etwa das spiralige Retinaculum bereits eingeführt worden ist, weiß ich nicht. Merkwürdig ist, daß das Stema sich ebenfalls noch um 180° rechtsspiralig von der Kapsel aus dreht. Ich glaube nicht, daß diese Drehung durch den Blutdruck im Verbindungsschlauch bewirkt wird; denn dieser ist hier gar zu klein. Ich könnte mir eher denken, daß das spiralige Retinaculum im Muttergewinde Halt gefunden hat und nun das Männchen den ganzen Taster dreht. Genaues läßt sich eben leider beim Mangel eines geeigneten Präparates nicht sagen. Das Stema wird einfach durch die Elastizität des Spermakanals in den Ruhezustand zurückgezogen, desgleichen die Spermakanalkapsel mit Hämatodochula. Die Patina dagegen wird einmal durch das Schiffchenretinulum und dann einen nur auf Schnitten erkennbaren Chitinretraktor in den Ruhezustand übergeführt.

Über die Physiologie der Begattung vermag ich beim weiblichen Apparat nicht viel zu sagen. Ein Kopulationszustand existiert nicht. Während der Kopula scheinen gewisse Drüsen zu sezernieren (vgl. Fig. 33), doch habe ich diesen Vorgang nicht näher erforscht.

Leipzig, Januar 1920.

Literaturverzeichnis.

Die mit * verzeichneten Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

Ausserer, A. Beobachtungen über Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung der Spinnen, in Zeitschr. des Ferdinandeums f. Tirol, 3. Folge. 13. Heft. 1867.

Bertkau. Über den Generationsapparat der Araneiden, in Archiv f. Naturgesch. 41. Jahrg. 1875.

—, Wann und wo findet bei den Araneiden die Vereinigung der beiderseitigen Geschlechtsprodukte, also die Befruchtung der Eier statt? in Verh. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinl. u. Westf. Jahrg. 32. 1875.

—, Eine erneute Beobachtung über das Einbringen des Samens in den männlichen Palpus. Ibid. Jahrg. 33. 1876.

—, Über die mechanische Kraft, die bei der Begattung der Spinnen das Sperma aus dem Samen enthaltenden Schlauch heraustreibt. Ibid. Jahrg. 35. 1878.

—, Zur Kenntnis der Funktion der einzelnen Teile an den Tastern der Spinnenmännchen. Ibid. 41. Jahrg. 1884.

—, Begattungszeichen von Spinnen. Ibid. 51. Jahrg. 1894.

Blackwell. On the Palpi of Spiders: in Brit. Assoc. Adv. Sci. Trans. Twelfth Report. 1843.

Blanchard. De la fécondation et du liquide séminal chez les Arachnides in Compt. Rend. des Séances de l'Acad. des Sci. Paris Tome. 50. 1860.

Bösenberg. Die Spinnen Deutschlands, in Zoologica Heft 35. 1903.

Brandt und Ratzeburg. Medizinische Zoologie. 1829.

*Comstock. The Palpi of male Spiders, in Ann. Ent. Soc. America Columbus Vol. 3. 1910.

Chyzer und Kulczinsky. Araneae Hungariae Budapest. 1891/97.

Clerck. Aranei Suecici. 1757.

Dahl. Über abgebrochene Kopulationsorgane männlicher Spinnen im Körper der Weibchen. Sitzber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin. 1902.

—, Lycosiden oder Wolfsspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur, in Nova Akta, Abh. d. Kais. Leop. Karol. deutschen Akad. d. Naturf. 88. Bd. 1908.

de Geer, C. Mémoires pour servir à l'Histoire des Insects. T. 7. Stockholm. 1778.

Emerton. On the Structure of the Palpal Organs of Male Spiders in Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XVI. 1874.

—, On Structure and Habits of Spiders. Salem. 1878.

—, New England Spiders of the Family Therididae in Connecticut Acad. 6. 1882.

—, New Englands Lycosidae, in Transact. of the Connect. Acad. of Arts and Sciences. 1884.

—, New England Spiders of the Family Epeiridae, in Connecticut Acad. 6. 1884.

—, New England Spiders of the Families Drassidae, Agalenidae and Dysderididae, in Trans. Connecticut 8. 1890.

v. Engelhardt, V. Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Kopulationsorgane einiger Spinnen, in Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 96. 1910.

Gerhard, U. Studien über die Kopulation einheimischer Epeiriden, in Zool. Jahrb. Abtg. Syst. 31. Bd., Jena. 1911.

Grüne, P. Westfälische Spinnen. II. Gartenspinnen, in Natur und Offenbarung. 1871.

Hahn und Koch. Die Arachniden. 16 Bände. Nürnberg. 1831/48.

Hasselt, van. Le muscle spiral et la vésicule du palpe des Araignées mâles, in Tydschr. Ent. 32. Deel. 1889.

—, L'épigyne des Araignées femelles, in Tijdschr. v. Entom. 35. Deel. 1892.

Hermann. Über das Sexualorgan der Epeira quadrata, in Verhdlg. d. zool. bot. Ges. Wien. Bd. XVIII. 1868.

Heymons. Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen, in Abh. Preuß. Akad. Wiss., Berlin. 1901.

Järvi, T. H. Zur Morphologie der Vaginalorgane einiger Lycosiden, in Festschr. f. Palmén, Helsingfors. 1905/07.

—, Über das Vaginalsystem der Lycosiden, in Zool. Anzeiger, Bd. XXXII. Wissensch. Mitt. 1908.

—, Das Vaginalsystem der Sparassiden, Helsingfors. 1912.

Karpinski, A. Über den Bau des männlichen Tasters und den Mechanismus der Begattung bei Dictyna benigna Walck., in Biol. Zentralbl. I. Bd. 1881/82.

Lebert, H. Über den Wert und die Bereitung des Chitinskeletts der Arachniden für mikroskopische Studien, in Sitzber. d. Math. Naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wissensch., Wien. 69. Bd. I. Abtg. 1874.

—, Spinnen der Schweiz, in Neue Denkschr. d. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. Bd. XXVII. Abtg. I, Zürich. 1876.

*Lendl. Über die Begattung und Kopulationsorgane von Trochosa infernalis Motsch, in Termesz Füzetek. 11. Bd. 1887.

Menge. Lebensweise der Arachniden in Neueste Schriften d. Naturf. Ges. Danzig. Bd. IV. Heft 1. 1843.

—, Preußische Spinnen, in Schriften d. Naturf. Ges. in Danzig. 1866/78.

*Mitrofanow. Anatomie von Argyroneta aquatica, in Sitz. prot. Ges. Nat. Anthrop. und Ethn. Univ. Moskau. 1881.

*—, Sur l'Anatomie de l'Argyronete etc., in Mém. de la Soc. des Amies des Scs. nat. Vol. XXXVII. 1881.

Montgomery, Oh. H. Studies on the Habits of Spiders, particulary those of the Mating Period, in Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia. Vol. LV. 1903.

—, The Significance of the Courtship and Secondary Sexual Characters of Araneids, in American Naturalist. 1910.

Peckham. Observations on Sexual Selection in Spiders of the Family Attidae in Nat. Hist. Sc. Wisconsin. 1889.

*—, Protective Resemblances in Spiders, Ibid. 1889.

*—, Additional Observations on Sexual in Spiders of the Family Attidae, in Nat. Hist. Soc. Wisconsin 2. 1890.

Petrunkewitch, A. Sense of sight, courtship and Mating in Dugesiella hentzi (Girard), a Therophosid spider from Texas, in Zool. Jahrb. Abtg. Syst. 31. Bd. Jena. 1911.

Prach. Monographie der Thomisiden der Gegend von Prag, in Verh. zool. bot. Ges., Wien. Bd. XVI. 1866.

Rösel von Rosenhof. Insektenbelustigung. Vierter Teil. Nürnberg. 1761.

*Särensen, W. Sur le rapprochement des sexes chez quelques Araignées, in Tijdschr. v. Entom. I. 1882.

*Schimkewitsch. Zur Anatomie von Epeira (russische Arbeit), in Sitz. prot. Ges. Nat. Anthrop. und Ethn. Univ. Moskau. Bd. 37. Lief. 1. 1881.

—, Etüde sur l'Anatomie de l'Epeire in Ann. d. sci. nat. Zoologie VI. sér. Tom. XVII, 1. 1884.

*Szombathy, Col. Bau und Funktionen des Bulbus genitalis der Spinnen in Allat Köslem Kot. 12. 1913.

*—, Über Bau und Funktion des männlichen Kopulationsorgans bei Mygale und Agalena, in Ann. Mus. nation. hungar. Vol. 13. 1915.

Treviranus. Über den inneren Bau der Arachniden, Nürnberg. 1812.

*Wagner. Über Begattung der Spinnen, in Nachr. Ges. Freunde der Naturw. Moskau. Bd. XXXVII. 1882.

*—, Entwicklung und Bau der Kopulationsorgane bei den Araneinen, in Nach. Ges. Nat. Freunde Anthrop. Ethnog. Moskau. 50. Bd. 1886.

*—, Kopulationsorgane des Männchens als Criterium für die Abstammung der Spinnen, in Horae Soc. entonom. Rossicae. T. XXII. 1888.

Walckenaer. Histoire naturelle des Insects aptères, Paris. 1837.

Westberg. Aus dem Leben der Spinnen, in Korrespondenzbl. d. Naturf. Ver. Riga. Jahrg. 43. 1900.

Westwood. A Note upon the Impregnation of the Arachnida, in Zool. Journ., London. Vol. LV. 1828.

Erklärung der Abkürzungen.

a, Alveolus;
ac, Acidochitin;
ar, Alveolusrand;
b, borstenförmiges Retinulum a.d. Tibia
ba, Chitinbalken;
bc, blaues Chitin;
bg, Begattungsgang.
bk, Befruchtungskanal;
br, Befruchtungsrinne;
bv, beckenförm. Vertiefung a.d. Epigyne
bz, Blutzellen;
c, Schiffchen (Cymbium);
ca, Spermakanalkapsel (Capsula);
cb, Bulböse Vortreibung der Kapsel;
cf, Chitinfaden des Embolus;
ch, hufeisenförmiges Chitinstück der Basalschale;
co, Conduktor (Embolusscheide oder -rinne);
cof, Konduktorfortsatz der Deckplatte;
cr, Chitinretraktor;
cri, Schiffchenretinulum bei Meta.
d, d_1, Drüsen;
dp, Deckplatte;
e, Embolus;
ef, Embolusfortsatz der Deckplatte;
ep, Epigynealplatte.
eö, Eingangsöffnung.
es, Embolusspange;
f, Fortsatz am Schiffchen;
fs, Ende des Spermakanals;
g, Blutgefäß;
gc, gelbes Chitin;
gg, Gelenkgrube am Retinaculum.
gs, Gelenkspange;
h, Hämatodocha;
ha, Hämatodochula;
hb, Hufeisenbogen des Spermakanals;
hr, halbringförmige Spange der Basalschale;
hs, Stemablase;
k, knopfart. Vorsprung am Schiffchen;
lt, Lacuna tarsi;
m, Muskulatur;
me, Membran zwischen Mittelstück und Epigynealplatte;
ml, Mulde im Mittelstück;
ms, Mittelstück;
n, Nerv;
nt, Nebentasche;
nt_1, vordere Wand derselben;
od, Ovidukt;
op, Orificium patinae;
os, Chitinstück an demselben;
p, Patina (Basalschale).
po, Porus;
pl, Plättchen;
ps, Plättchenspange;
pz, Chitinzapfen a. d. Patella;
r, Retinaculum;
r_1, modifiziertes Retinaculum;
rb, Retinaculumbogen des Spermakanals;
rc, Receptaculum seminis;
re, Retinulum;
rs, Stemaretinulum;
rs_1, Übergang desselben in den Verbindungsschlauch;
rv, Rima transversa vaginae;
s, Sattel;
sap, Sattelplatte;
sc, Scapus (oder Nagel);
se, Sekret;
sk, Samenkanal;
sl, Spiralleiste;
sp, sp_1, Chitinspangen;
spe, Spermatozoen;
sr, Stemaretinaculum;
sre, Schiffchenretinaculum bei Linyphia:
ss, Schraubenspange;
st, st_1, Stützapparat;
t, Tibia;
tf, zweihöckeriger Tibiafortsatz;
v, Vagina;
vc, Chitinwall;
vg, vakuoläres Gewebe;
vs, Verbindungsschlauch;
z, zigarrenförmiges Chitinstück.



Die Muskulatur der Larve von Dytiscus marginalis L.

Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers.

Von

Walter Speyer
(Königsberg i. Pr.)

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

(Mit 26 Textfiguren und Tafel VII).

Einleitung.

Herr Geheimrat Professor Dr. KORSCHELT in Marburg gab mir die Anregung zu dieser Arbeit, die dazu beitragen soll, unsere Kenntnisse von der Morphologie des Insektenkörpers zu erweitern. Sie fügt sich damit in einen Kreis teils biologischer, teils morphologischer Arbeiten ein, die ebenfalls über *Dytiscus marginalis* im Zoologischen Institut der Universität Marburg ausgeführt worden sind. Infolge des Krieges konnte ich die Arbeit in Marburg nicht vollenden, fand jedoch später in Königsberg i. Pr. Gelegenheit dazu.

Bei der Bearbeitung der Muskulatur stellte es sich als notwendig heraus, zunächst das Endoskelet, soweit es für die Muskelinsertionen von Bedeutung ist, zu studieren und darzustellen. Schließlich ergab sich ganz von selbst ein Vergleich zwischen der Larven- und Käfermuskulatur.

Es hätte den Rahmen dieser Arbeit überschritten, wenn ich Larven anderer Gattungen der Dytisciden- und schließlich auch Carabidenlarven zum Vergleich herangezogen hätte, obwohl eine solche Untersuchung an sich sehr wünschenswert wäre und ich sie für später im Auge behalte. Auch auf die Histologie der Muskulatur bin ich nicht eingegangen.

Literatur.

Seit dem Erwachen des Interesses an insektenanatomischen Arbeiten hat der Flugmechanismus der Insekten die Aufmerksamkeit der Zoologen in besonderem Maße gefesselt. Daher besitzen wir auch bedeutend mehr eingehende Darstellungen des Muskelsystems von Imagines als von Larven. Die sorgfältige

Arbeit von LYONET (21)[1] über die Weidenbohrerraupe mit den trotz geringer Hilfsmittel mustergültigen Abbildungen leidet bedauerlicherweise an dem Mangel, daß die einzelnen Muskeln weder beschrieben noch benannt sind; ich hätte mich sonst zweifellos in manchen interessanten Punkten auf sie beziehen können[2].

Von Handbüchern, die auch die Larven mit in den Kreis ihrer Betrachtung ziehen, seien besonders BURMEISTER (9) und BERLESE (3) genannt. Namentlich von ersterem habe ich nach dem Vorbilde von BAUER (2) viele Bezeichnungen übernommen. BAUER hat durch seine Bearbeitung der Muskulatur der Imago von *Dytiscus marginalis* die Grundlage geschaffen, auf der ich weiterbauen konnte. Die umfassenden Arbeiten von BLUNCK (4, 5 u. a.) über die Imago und Larve von *Dytiscus* boten viele Anknüpfungspunkte und sind vor allen anderen Untersuchungen an *Dytiscus* die beste Einführung in das spezielle Arbeitsgebiet. BÖRNERS Arbeiten (6, 7, 8) sind bei der Beurteilung von Gliederung und Muskulatur der Extremitäten, namentlich für vergleichende Studien, außerordentlich wertvoll (vgl. 24b). Auf die andern, im Literaturverzeichnis (S. 489) angeführten Werke werde ich teils im Laufe der Arbeit eingehen, teils sind sie nur im Zusammenhang von Interesse, ohne daß noch besondere Hinweise hier nötig wären.

Material und Methode.

Die von mir untersuchten Larven entstammen der Marburger und Königsberger Umgebung. Den größten Teil der Marburger Tiere zog ich aus Eiern, alle übrigen wurden gefangen.

Im allgemeinen präparierte ich Tiere des III. Stadiums unter dem LEITZschen Binokular, indem ich sie nach der Methode von BAUER (2) zur Fixierung in Paraffin einbettete. Eine große Schwierigkeit besteht darin, daß infolge des scharfen Mitteldarmsekrets sehr schnell Selbstverdauung im Thorax eintritt, selbst wenn die Präparation unter Alkohol vorgenommen wird. Auch vorherige Konservierung in heißer »ZENKERscher Lösung« gewährt bei dem festen Chitin der Tiere hiergegen nur einen geringen Schutz, so daß man derartig behandelte

[1] Die Nummern hinter den Autorennamen beziehen sich auf das am Ende der Arbeit befindliche Literaturverzeichnis.

[2] VOSS (29) gibt im V. Teil seiner großen Arbeit über den Thorax von *Gryllus domesticus* eine eingehende Darstellung der Muskulatur des I. Larvenstadiums und einen exakten Vergleich zwischen larvaler und imaginaler Muskulatur. Immerhin handelt es sich bei *Gryllus* um ein epimorphes Insekt, so daß eine weitgehende Ähnlichkeit mit den metamorphen Coleopteren und deren Larven nicht erwartet werden kann.

Larven nur auf ihre Kopf- und Abdominalmuskulatur hin untersuchen kann. Guten Erfolg hatte ich mit den beiden folgenden Methoden: 1. Der chloroformierten Larve wird mit einer fein ausgezogenen und in den Anus eingeführten Glaspipette so lange heiße Kaliumbichromatlösung in den Darm gespritzt, bis die Flüssigkeit aus den Mandibeln tropft. Danach Konservierung in heißer »ZENKERscher Lösung«. Wird der Kopf zur Präparation nicht benötigt, so schneidet man den Vorderkopf in Höhe der Augen ab (Fig. 10); hierdurch wird ein schnelleres Hindurchfließen der Lösung gewährleistet. Diese Konservierung ist auch für histologische Studien recht brauchbar. 2. Der chloroformierten Larve werden in einer Präparierschale unter 4%igem Formol Meso- und Metanotum durch einen Längsschnitt geöffnet. Den herausquellenden Darm zieht man mit einer Pinzette möglichst weit heraus und schneidet ihn ab. Die Konservierung mit Formol hat vor allen andern Methoden den großen Vorteil, daß die Verbindung zwischen Chitin und Muskulatur außerordentlich fest erhalten bleibt.

Junge, eben geschlüpfte Larven konservierte ich ebenso wie frisch zum II. Stadium gehäutete in heißer ZENKERscher Lösung und bettete sie in der üblichen Weise in Paraffin ein. Soweit bei der Präparation Unklarheiten geblieben waren, nahm ich an ihnen mittels des Mikrotomschnittverfahrens Nachprüfungen vor. Zur Anfertigung der Zeichnungen benutzte ich den ABBÉschen Zeichenapparat in Verbindung mit dem Zeichenmikroskop von WINKLER.

Nomenklatur.

VOSS (27) hat anschließend an LUKS (20) in seiner umfassenden Arbeit über den Thorax von *Gryllus domesticus* den Grundstock zu einer klaren, durchgängig anwendbaren Bezeichnung der Insektenmuskulatur gelegt. Wenn ich seinem Vorbilde nicht durchweg folge, so leitet mich der Gesichtspunkt, daß ich hier gewissermaßen eine Ergänzung und Fortführung der BAUERschen Arbeit (2) bringe. Wo mir ein Muskel der Larve einem Käfermuskel zweifellos homolog zu sein schien, habe ich die Bezeichnung von BAUER beibehalten, sofern sie nicht mit der Funktion des Larvenmuskels in Widerspruch steht. Bei fehlender oder zweifelhafter Homologie wählte ich eine rein topographische Bezeichnung. Synonyme Benennungen der wichtigsten Autoren (STRAUSS-DÜRKHEIM, BURMEISTER, LUKS, VOSS, BÖRNER, BAUER) füge ich in Klammern hinzu, wobei ich bemerke, daß ich die Bezeichnungen von STRAUSS-DÜRKHEIM (32) der Arbeit von BAUER entnehme, da mir das Werk selbst infolge der Kriegsverhältnisse nicht zugänglich war.

Die Behandlung des Stoffes geschieht in folgender Anordnung:

A. Endoskelet.

A. Endoskelet.

I. Kopf (Fig 1).

Bei der Larve haben nur die Mandibeln kräftige Bewegungen auszuführen, während die Antennen, Maxillen I und Maxillen II sehr viel weniger als bei der Imago in Tätigkeit gesetzt werden.

a) Tentorium (Fig. 1*T*).

Nur Muskeln der letzteren drei Paar Kopfanhänge haben außer einigen Pharynxmuskeln ihr Punctum fixum am Tentorium, so daß man von vornherein eine schwache Ausbildung dieser einzigen endoskeletalen Bildung des Kopfes erwartet.

Nach Berlese (3) ist das Endoskelet der Insekten durch Einstülpungen des Außenskelets, hervorgerufen durch Muskelzug, phylogenetisch zu erklären. Sekundär sind dann häufig noch mannigfache Verwachsungen und Verlagerungen eingetreten, die die gegenwärtige Gestalt der Bildungen hervorbrachten. In diesem Sinne läßt sich auch das Tentorium der *Dytiscus*-Larve nicht restlos durch Muskelwirkungen erklären.

Bei der erwachsenen Larve befinden sich die länglichen, kaudalwärts konvergierenden Insertionen des Tentoriums an den ventralen Epikraniumhälften 0,4—0,5 mm rechts und links von der medialen Längssutur, so daß das ganze, lafettenähnliche Skeletstück eine Standbreite von rund 1 mm hat. Die Entfernung jedes Fußpunktes von dem entsprechenden ventralen Mandibelkondylus beträgt 2,0—2,5 mm.

Die beiden seitlich abgeflachten Hauptstämme steigen ziemlich senkrecht, jedoch etwas nach außen divergierend, zur dorsalen Kopfkapsel, der sich ihre breiten, nach außen umgebogenen Enden flach anlegen. Es besteht jedoch hier nur ein bindegewebiger, kein chitiniger Zusammenhang zwischen Endo- und Exoskelet. Die dorsalen Endpunkte des Tentoriums sind, ebenso wie die ventralen, äußerlich erkennbar und befinden sich auf der Postfrons dicht hinter der Sutura praefronte-antennalis, beider Mittelpunkte 1,7—2 mm voneinander entfernt. Indem sie sich der Sutura praefronte-antennalis gewissermaßen anlegen, konvergieren sie in demselben Sinne wie die Fußpunkte, aber erheblich stärker (Fig. 5).

Jeder Hauptstamm entsendet einen hinteren und vorderen Ast. Ersterer (*Tp*) entspringt am Ende des unteren Drittels vom Hauptstamm und zieht kaudalwärts in einem flachen, nach der Ventralseite offenen Bogen, um sich dem Epikranium dort anzulegen, wo dieses

zwischen die ventralen Spitzen des Halses eingeschlossen wird. Auch hier bildet sich nur eine bindegewebige Verbindung von Exo- und Endoskelet. Ungefähr 0,5 mm nach ihrem Ursprung verbinden sich beide Äste durch eine Querbrücke, die in leichtem Bogen unter dem Darm hindurchzieht.

Der vordere Ast (*Ta*) entspringt an der Vorderkante des Hauptstammes unmittelbar vor dessen Umbiegung zur Postfrons und zieht geradlinig zum Foramen antennale, dessen Vorderrand er schuppenförmig breit umgreift[1].

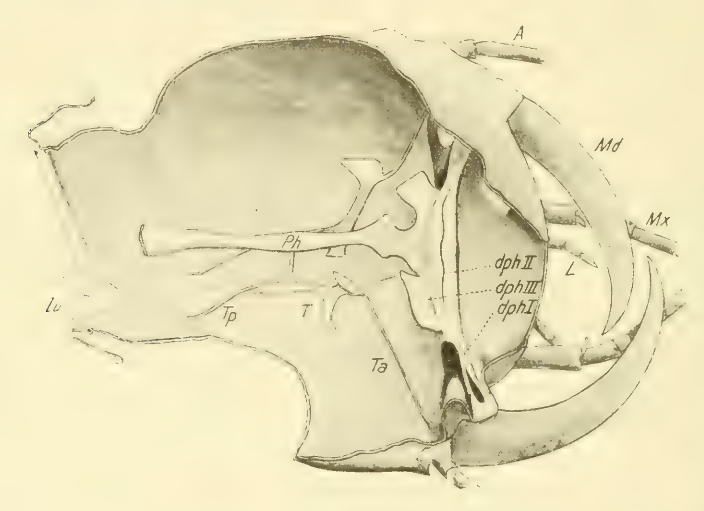


Fig. 1.
Endoskelet des Kopfes einer Larve (III. Stad.). Kopf dorsal geöffnet. Vergr.: 15.

Bedeutung des Tentoriums. Das Tentorium hat eine doppelte Funktion: Es dient 1. zum Ansatz für die Muskulatur der Kopfanhänge (mit Ausnahme der Mandibeln) und des Vorderarmes, 2. zur Stütze des Vorderdarmes.

Der vordere, zum Foramen antennale ziehende Ast hat offenbar die Aufgabe, das Tentorium gegen Verbiegungen durch die Antennenmuskulatur zu schützen.

Vergleich des larvalen mit dem imaginalen Tentorium. Eine Ähnlichkeit zwischen imaginalem und larvalem Tentorium ist deutlich vorhanden. Entsprechend der größeren Muskelarbeit, die von den

[1] Bei der Häutung scheint *Ta* normalerweise am Foramen antennale abzureißen, woraus mit einiger Wahrscheinlichkeit die sekundäre Art dieser Verbindung folgt.

Mundwerkzeugen des Käfers geleistet werden muß, ist das Endoskelet seines Kopfes allerdings erheblich kräftiger als das der Larve.

Nach Euscher (12), dessen Ergebnisse ich nachprüfte und in einigen Punkten ergänze, erhebt sich das Tentorium der Imago auf der ventralen Kopfkapsel in zwei äußerlich sichtbaren Standlinien, die, umgekehrt wie bei der Larve, nach hinten divergieren und bis zum Seitenrande des Foramen occipitale reichen.

Der dem Hauptstamm des larvalen Tentoriums entsprechende dorsoventrale Ast erreicht bei der Imago die dorsale Kopfwand nicht und entsendet vor seinem verjüngten Ende einen kurzen, kräftigen Ast an den vorderen Rand des Foramen antennale, das von ihm umgrenzt wird. Dort spalten sich von ihm zwei Leisten ab, deren eine den Vorderrand der Frons, die andre den Vorderrand des Clipeus verstärkt. Die Querverbindung zwischen rechtem und linkem Hauptstamm des Tentoriums ist bei der Imago an der entsprechenden Stelle wie bei der Larve vorhanden.

b) Die »pezzi jugulari« Berleses (Fig. 1 *lu*).

In der weichen Intersegmentalhaut liegen dort, wo auf der Ventralseite der Hinterrand des »Halses«[1] spitz nach vorne einspringt, die beiden Jugularstückchen. Ich stimme Berlese (3) und Blunck (5) unbedingt zu, daß diese dünnen, nach hinten etwas divergierenden und endlich medianwärts hakig gebogenen Chitinstäbchen nicht im Sinne Verhoeffs (26) als »Mikrothorax« aufzufassen sind. Die Jugularstückchen sind nämlich nur die äußerlich sichtbaren Invaginationslinien von durch Muskelzug entstandenen Apophysen. Betrachtet man den Schädel von innen (Fig. 1), so erscheinen die beiden flügelartigen, in der Mediane zusammenhängenden Apophysen deutlich. Eine den Jugularstückchen entsprechende Bildung findet man am hinteren, dorsalen Rande des Halses, wo zwei erheblich kleinere rechtwinklige Platten den Mm. levatores capitis zum Ansatz dienen.

Nach der Beschreibung von Bauer scheinen bei der Imago sowohl die Jugularstückchen wie die dorsalen Platten nur in Gestalt einer Verbreiterung der umgeschlagenen Halshaut zu finden zu sein.

c) Apophysen der Mundhöhle.

Bezüglich der Apophysen der Mundhöhle, die den Saugmuskeln zum Ansatz dienen, verweise ich auf Rungius (23) und auf meine

[1] So wird der hintere, stark eingeschnürte Teil der Kopfkapsel bezeichnet.

ergänzende Mitteilung im Zoologischen Anzeiger (24a). Auf die Maxillulae gehe ich hier deshalb nicht ein, weil ich in Verbindung mit ihnen keine Muskulatur nachweisen konnte.

II. Thorax (Fig. 2 u. 3).

a) Prothorax.

Eigentliche Apophysen finden sich im Thorax nur in der sternalen Körperregion. BERLESE (3) gibt in seiner Fig. 429 ein stark schematisiertes Bild von ihnen, das im einzelnen zu ergänzen ist. Er unterscheidet im Prothorax drei »Gabeln«: preforca x[1], forca y und forcella z. Ich behalte die Bezeichnungen BERLESES in latinisierter Form bei.

Praefurca x. An dem Punkte, wo Episternen und Epimeren zusammenstoßen, stülpt sich die Praefurca in die Leibeshöhle vor. Gleichzeitig befindet sich an diesem Punkt der Gelenkkopf der Coxa. Das Rumpfgelenk ist also ein monokondylisches Drehgelenk (BÖRNER [8]). Die Praefurca ist eine dunkelchitinisierte Schuppe von etwa dreieckiger Gestalt und reichlich 1 mm Höhe. Ihre Basis beschreibt einen medianwärts offenen Bogen, so daß die vorderen Winkel der rechten und linken Praefurca sich bis auf 1 mm nähern. Das zwischen diesen beiden Winkeln liegende Chitin des Sternums ist von gewöhnlicher Stärke, aber etwas eingefaltet (Rippe a von BERLESE); sie trennt Pro- und Mesosternit. Der Praefurca sitzt von ihrem Berührungspunkte mit dem Coxakondylus bis zu ihrer Spitze eine nach schräg rückwärts gerichtete Chitinplatte (xa) auf[2].

Aus dem Ansatz der Muskulatur geht mit Deutlichkeit hervor, daß wir in der Praefurca eine Apophyse der Subcoxa zu sehen haben. »Episternum« und »Epimerum« bilden die eigentliche Subcoxa. Die der »Praefurca« ansitzende median gerichtete Platte ist daher ebenfalls als subcoxale Apodeme zu bezeichnen; sie dient einerseits dem Ansatz coxaler und trochanteraler Muskeln, anderseits trägt sie zur Versteifung des subcoxo-coxalen Rumpfgelenks bei (vgl. Nr. 24b des Literaturnachweises).

---

[1] Wenn BERLESE freilich sich genau an die Bezeichnungen seiner großen schematischen Fig. 427 gehalten hätte, so hätte er die Apophyse x der *Dytiscus*-Larve als eine Verwachsung von preforca, apodema coxoepisternale, apodema coxoepimerale und condilo pedifero darstellen müssen. Damit würde sich BERLESE bereits der modernen, namentlich von BÖRNER (8) vertretenen Auffassung nähern, die weiter unten besprochen werden wird.

[2] KOLBES (18) Darstellung, daß durch die Apophysen die Bauchganglien geschützt werden, trifft — wie aus meiner Fig. 15 hervorgeht — auf die Larve von *Dytiscus* nicht zu.

Furca *y*. Im Gegensatz zur Praefurca ist die Gabel *y* ein sehr einfach gebautes und rein sternales Skeletstück. Die rechte und linke Furca sind ebenfalls durch eine Einfaltung des Sternums verbunden (Rippe *b*

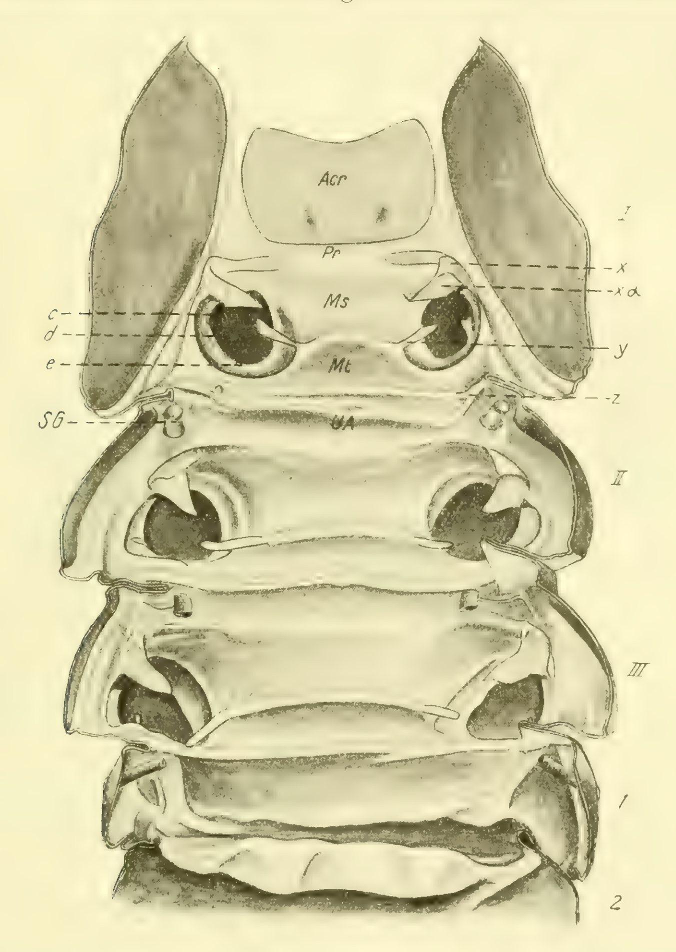


Fig. 2.
Endoskelet des Thorax (durch einen Frontalschnitt geöffnet). Ventrale Falten u. Apophysen. Vergr.: 15.

von Berlese), die in einer leicht nach vorn geschwungenen Linie von etwa 1,3 mm Länge verläuft. Die zunächst stäbchenförmige, dann etwas verbreiterte Furca beginnt ungefähr in der Höhe des hinteren Coxarandes und überbrückt schräg vorwärts aufwärts gerichtet die Beinhöhle; ihre Spitze nähert sich dem dorsalen, medianen Winkel der zur Praefurca gehörigen Platte *xα*, mit dem sie durch Bindegewebe verbunden ist.

Furcilla *z*. In die stark eingefaltete, ventrale Intersegmentalhaut ist dort, wo sie in die pleurale Region umbiegt, ein dunkles, stärker chitinisiertes Plättchen eingelassen, auf dem sich ein kleiner Zapfen von etwa 0,5 mm Höhe befindet. In Wahrheit ist also das Größenverhältnis von *y* und *z* gerade umgekehrt, als es nach dem Schema von Berlese zu sein scheint.

Unpaare mediane Apophyse (*UA*). Auf der Ventralseite werden Pro- und Mesothorax durch drei annähernd parallele Falten gegeneinander abgegrenzt, deren Form je nach dem Kontraktionszustande der Muskulatur, auch wohl von Zufälligkeiten abhängig,

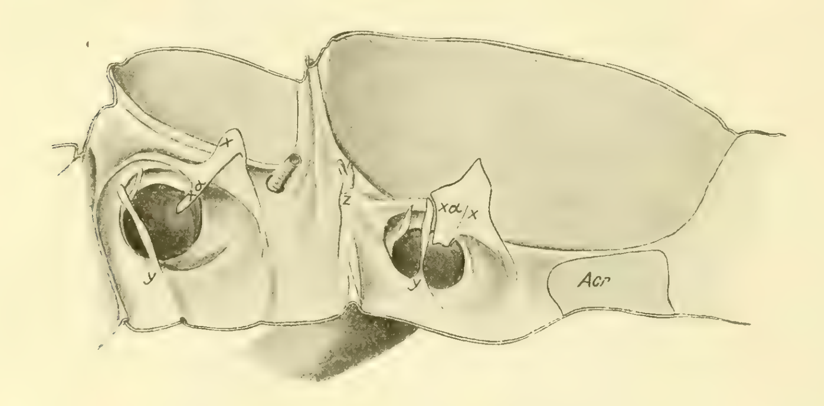


Fig. 3.

Pro- u. Mesothorax durch Sagittalschnitt geöffnet. Endoskelet der linken Körperhälfte. Vergr.: 15.

etwas differiert. Die beiden am weitesten kaudalwärts gelegenen Falten sind stets so eng aneinander gepreßt, daß nur in der Medianlinie des Sternums ein kleiner kreisfö miger Spalt verbleibt. An diesem Punkte ist die vordere Falte zu einem kleinen, oral gerichteten Zipfel, die hintere zu einem noch kleineren, kaudal gerichteten ausgezogen. Nur der vordere Zipfel ist ein wenig stärker chitinisiert als die übrige Falte und gewinnt dadurch den Charakter einer Apophyse.

Ligamentum transversale (Fig. 16 *lt*). Die beiden Furcillen sind mit der unpaaren Apophyse durch ein dorsal vom Bauchmark verlaufendes, dünnes, sehniges Band verbunden, das, je näher es der Furcilla kommt, um so mehr transversal abgeflacht ist. Obwohl dies Band Muskeln zum Ansatz dient, möchte ich es dennoch selbst für einen phylogenetisch metamorphosierten Muskel halten. Bei der Behandlung mit Kalilauge geht das Ligament verloren. Man findet es nur bei der Präparation der Muskeln.

b) Mesothorax.

Die Praefurca xII ähnelt nach Form, Lage und morphologischer Bedeutung (subcoxale Apophyse) der entsprechenden Gabel des Prothorax. Ein kleiner Unterschied besteht darin, daß die Ansatzlinie der Schuppe $x\,II\,a$ nicht in der obersten Spitze von $x\,II$, sondern etwas unterhalb von ihr in der Vorderkante der Apophyse einmündet. Der medianwärts umgebogene vordere Winkel von $x\,II$ ist schmäler als im Prothorax und weniger scharf umgrenzt, so daß ich davon absehe, die Entfernung zwischen rechtem und linkem anzugeben.

Furca $y\,II$. Entsprechend der größeren Breite des Mesothorax, die sich besonders im Sternum beim Ansatz der Beine bemerkbar macht, sind die beiden Gabeln y an ihrer Basis um etwa 0,7 mm weiter voneinander getrennt als im Prothorax. Während nun $y\,II$ ungefähr eben so groß ist wie $y\,I$, verläuft sie in ganz andrer Richtung, nämlich schräg rückwärts nach außen, so daß ihre Spitze in bindegewebige Verbindung mit der folgenden Intersegmentalfalte tritt.

Furcilla z ist im Mesothorax nicht vorhanden. Ein schwacher, auch nicht durch dunklere Farbe auffallender Zipfel deutet die Stelle an, die der Furcilla I entsprechen würde. Zur Bestimmung dieses Punktes werde ich mich der Bezeichnung »Furcilla« (in Anführungsstrichen) bedienen.

Die unpaare mediane Apophyse entspricht vollkommen der im Prothorax beschriebenen.

Das Ligamentum transversale gleicht ebenfalls dem des Prothorax und deutet mit seiner seitlichen Insertion die der Furcilla entsprechende Stelle an. Es ist außerdem mit der zurückgebogenen Furca bindegewebig verbunden.

c) Metathorax.

Die Verhältnisse im Metathorax entsprechen bezüglich x und y fast völlig denen des Prothorax, nur ist $y\,III$ noch etwas enger an die folgende Intersegmentalfalte angelehnt. Die unpaare mediane Apophyse fehlt jedoch hier, so daß das Ligamentum transversale in einem Stück des Sternum überquert.

Vergleich der larvalen mit den den imaginalen Gabeln im Thorax.

Im Prothorax der Imago setzt an Episternum und Epimerum keine schuppenförmige, der larvalen Praefurca entsprechende Apophyse an. In den Körper eingestülpt ist nur noch die subcoxale

Apodeme *xa*, aber zu einer kurzen breiten Leiste reduziert (von Euscher [12] nicht beschrieben, aber auf seiner Fig. 18 zu erkennen). Die Furca *y* ist ganz an den Hinterrand des Sternums gerückt, wo sie eine senkrechte quergestellte Schuppe bildet. Rechte und linke Schuppe nähern sich mit ihrem oberen Rande. Während die Furcilla ganz in der hinteren Segmentbegrenzung aufgegangen zu sein scheint, ist die mediane unpaare Apophyse als dunkel chitinisierter aufrechter Stift in dem intersegmentalen hellen Chitin deutlich sichtbar. Sie ist demnach auch bei der Larve wohl als intersegmentale Bildung zu betrachten, wofür auch die an ihr ansetzende Muskulatur und die ähnlichen Verhältnisse bei anderen Insekten (*Gryllus*) sprechen. Von Euscher ist die unpaare Apophyse offenbar nur für die Sehne eines Muskels gehalten worden, denn er erwähnt sie überhaupt nicht. Von der Praefurca bzw. Subcoxa des Mesothorax gilt das für den Prothorax gesagte. Die subcoxale Apodeme *xa* ist hier deutlicher (Euscher Fig. 22 *a p d II*). Auch die Furca *y* hat eine kräftigere Entwicklung genommen. Sie erhebt sich medial von der Beinhöhle auf einer mit dem Hinterrande des Sternums verbundenen Kuppel zunächst senkrecht, bis sie sich in derselben Weise wie im Prothorax schuppenförmig verbreitert. Von der Basis dieser Schuppe biegt ein Ast seitwärts ab, überquert die Beinhöhle und nähert sich mit seinem verbreiterten Ende der vorher erwähnten Apodeme. Die unpaare mediane Apophyse ist mit dem Vorderrande des Metasternums verwachsen. Ein Vergleich der metathoracalen Apophysen ist bei der eigenartigen Verwachsung der Coxen des III. imaginalen Beinpaares mit dem Metasternum, der die metathoracalen Apophysen größtenteils ihren Ursprung verdanken, kaum durchführbar. Die subcoxale Apodeme ist nicht mehr zu erkennen, die Furca *y* vielleicht zu den kleinen Fortsätzen der Apophyse reduziert, die Euscher in seiner Fig. 24 mit *a p s III a* bezeichnet. Entsprechend den Verhältnissen bei der Larve fehlt auch hier an der Grenze von Thorax und Abdomen die unpaare mediane Apophyse. Im allgemeinen ergibt sich, daß die endoskeletalen Bildungen im Thorax der Larve von primitiverer Art sind.

III. Abdomen.

Das Abdomen besteht aus acht normal ausgebildeten Segmenten und einem rudimentären neunten. Blunck (5) schließt sich der Ansicht Berleses (3) an, daß man es hier wie bei den meisten Coleopteren mit ursprünglich zehn Segmenten zu tun habe. Die beiden ersten

seien verschmolzen. Ohne weiter auf diese Frage einzugehen, sei nur bemerkt, daß man weder am Skelet noch an der Muskulatur Reste von verlorenen Segmenten erkennen kann. Ich werde die Segmente ohne Rücksicht auf ihren morphologischen Wert der Reihe nach beziffern.

Eigentliche, deutlich ausgezogene Apophysen findet man im Abdomen überhaupt nicht, jedoch sind die sternalen Segmentgrenzen in so charakteristischer Weise eingefaltet, daß es mir notwendig erscheint, kurz auf sie einzugehen.

Die Fig. 8 und 9 von Blunck (5), S. 17 und 18, geben ein genaues Bild der äußeren Gestalt der Larve und lassen erkennen, daß die breiten, tief eingesenkten ventralen Querfalten am kaudalen Ende des 1. Abdominalsegmentes beginnen, während die letzte an der Grenze des 5. und 6. Segments sichtbar wird. Meine nach Inhalt und Darstellungsweise sich ergänzenden Fig. 2 und 4 zeigen die sternalen Partien der durch einen Frontalschnitt geöffneten und von den Weichteilen befreiten Larve von innen.

Gestalt und Entstehung der Falten, von denen schon Blunck (5) S. 94 ohne Angabe von Gründen glaubt, daß sie nicht der intersegmentalen Region zuzurechnen seien, erkennt man am leichtesten aus

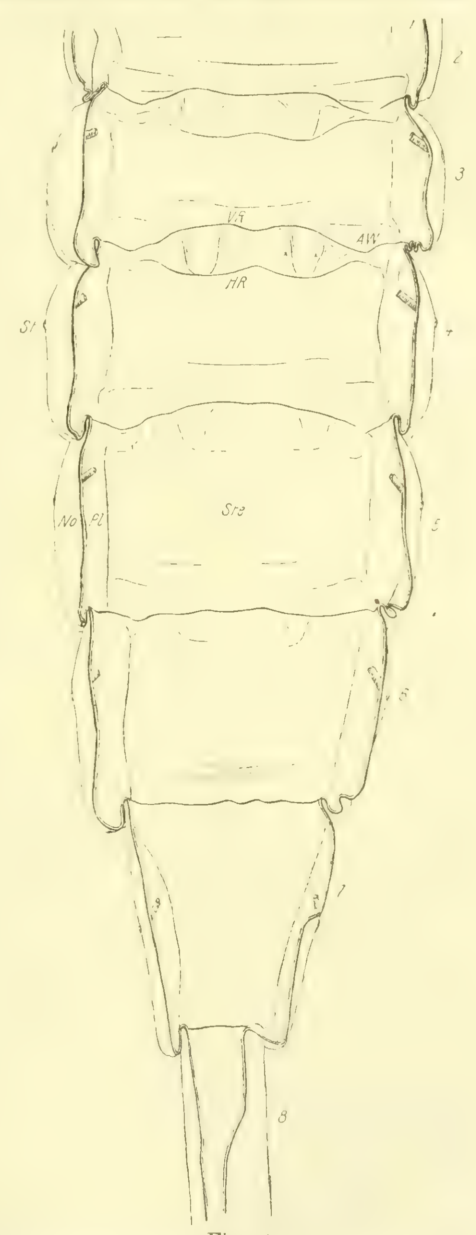


Fig. 4.
Frontalschnitt durch 2.—8. Abdominalsegment. Ventrale Falten u. Apophysen. Vergr.: 15.

der Falte zwischen 5. und 6. Abdominalsegment. Der vordere Rand ist offenbar — um zunächst die Bezeichnung Berleses beizubehalten — die Begrenzung des $a + p$-Sternits[1] des 6. Segments. An ihn schließen sich im 6. Segment zwei abgerundete winklige Leisten an, die sich nur wenig über die Ebene des Sternits nach innen erheben. Beide sind von ungefähr ihrer Mitte aus durch S-förmige Leisten mit dem Vorderrande wieder verbunden.

Wie aus dem zweiten Teile dieser Arbeit hervorgehen wird, sind die verschiedenen Leisten die Insertionspunkte für die sternale Längsmuskulatur. Dadurch, daß in den Segmenten 1—5 die Muskelwirkung erheblich stärker ist, werden die Leisten immer deutlicher ausgeprägt. Bei der hohen Beweglichkeit dieser Segmente gegeneinander wird schließlich eine derartig tiefe kaudale Begrenzung der ganzen Falte bewirkt, daß man einen rein intersegmentalen Skeletteil vor sich zu haben glaubt.

Die Fläche der Falten dient sowohl Muskeln des vorhergehenden als auch des folgenden Segmentes zum Ansatz. Wenn Berleses Ansicht richtig ist, daß sich Falten und Apophysen am ehesten an der Grenze der ursprünglichen Segmente bilden, so ist man versucht, die breite Falte als das Akrosternit des auf die Falte folgenden Sternums anzusprechen.

Ein genauer Vergleich mit den Verhältnissen im imaginalen Abdomen erübrigt sich, da bei der schwachen Muskulatur des wenig beweglichen Käferabdomens auch jede Ausbildung von tieferen Falten oder Apophysen unterblieben ist.

B. Muskulatur.

Der größte Teil aller Muskeln ist flach und bandförmig. Scharf ausgeprägte Sehnen finden sich nur bei der Extremitätenmuskulatur des Kopfes und des Thorax, und auch dort nicht überall. Die Lage der Insertionspunkte ist nicht ganz konstant, noch viel weniger die Zahl der einzelnen Muskelbündel.

I. Kopf.

a) Muskeln des Vorderdarms (Fig. 5, 6, 9).

Die Pharynxmuskulatur ist von Burgess[2] (10), später von Rungius (23) eingehend beschrieben worden; einige Ergänzungen hierzu

[1] $a + p$ Sternit Acro- + Prosternit (Berlese).

[2] Burgess, der in großen Zügen den Saugmechanismus richtig dargestellt hat, nennt die Pharyngealmuskeln »suspensory muscles«. — Die Frage, ob die Larve den Mund selbständig öffnen könne, läßt er offen, neigt aber dazu, sie zu bejahen. Rungius, dem ich durchaus beistimme, hat dann das Gegenteil bewiesen.

habe ich im Zoologischen Anzeiger (24a) gebracht. Ich kann daher hier auf eine eingehende Wiederholung der gesamten Pharynxmuskulatur und ihrer Wirkungsweise verzichten und zähle nur die vom Darm zum Skelet (Exo- bzw. Endoskelet) ziehenden Dilatatoren mit ihren

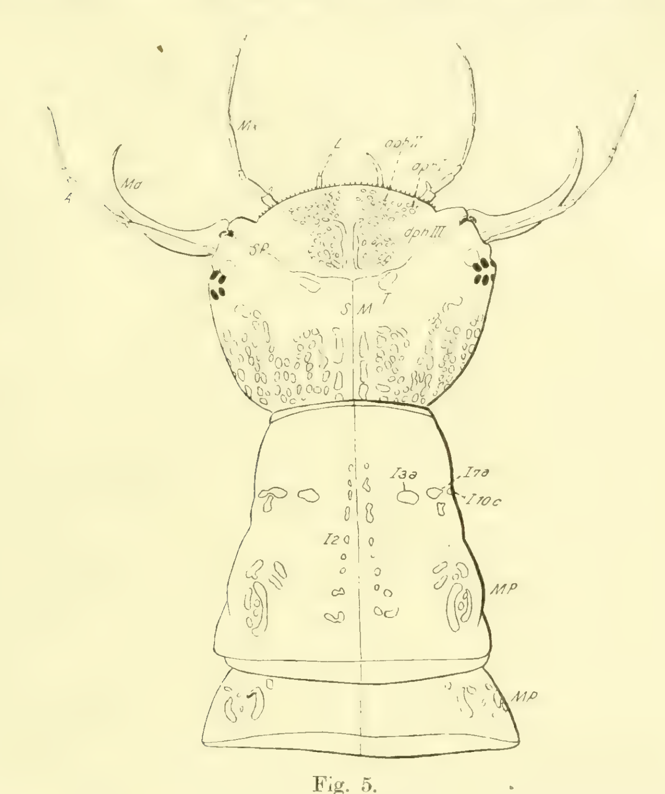


Fig. 5.

Kopf, Pro- u. Mesothorax mit den dorsalen Muskelansätzen. Die Insertionen des Metathorax gleichen denen des Mesothorax. Vergr.: 7½.

Insertionen auf[1]. Die Abkürzungen beziehen sich auf Fig. 5, 6 und 9 dieser Arbeit und auf die Figuren meiner Mitteilung im Zoologischen Anzeiger.

1. Dorsale Dilatatoren.

Dilatator pharyngis I (*d ph I*) von dem lateralen Mundhöhlendach zum seitlichen Teile der Praefrons, dicht hinter ihrem Vorderrand.

[1] In der Bezeichnungsweise folge ich Rungius. Die Nummerierung der einzelnen Muskeln weicht von derjenigen, die Rungius gegeben hat, ab (vgl. Speyer [24a]).

Dilatator pharyngis II (*d ph II*) vom Mundhöhlendach (medial von dem vorigen) zur Praefrons, medial dicht an *d ph I* anschließend.

Dilatatator pharyngis III (*d ph III*) von den aboral gerichteten seitlichen Platten der Mundhöhle zur hinteren Mitte der Praefrons.

Dilatator pharyngis IV (*d ph IV*) von ungefähr der Mitte des Mundhöhlendaches zur Praefrons zwischen *d ph II* und *d ph III*.

Dilatator pharyngis V (*d ph V*) vom Vorderpharynx medial von *d ph III* und diesem dicht angelegt zur Mitte der Praefrons.

Dilatator pharyngis VI (*d ph VI*) von der seitlichen Zacke des Vorderpharynx zur Sutura praefronte-antennale, oral und lateral von dem Punkte, wo das Tentorium an die dorsale Fläche des Epicraniums anstößt.

Dilatator pharyngis VII (*d ph VII*) vom Vorderpharynx anschließend an den vorigen, aber mehr von seiner dorsalen Fläche zur Sutura praefronte-antennale, medial von *d ph VI*.

Dilatator pharyngis VIII (*d ph VIII*) vom Hinterpharynx durch den Mandibelbeuger hindurchziehend zur hinteren lateralen Fläche des Epicraniums.

Außer diesen dorsalen paarigen Muskeln zieht vom Hinterpharynx ein unpaares bindegewebiges Band zur Sutura metopica.

2. Ventrale Dilatatoren.

Musculus tentorio-pharyngealis anterior (*t p a*) von der Ventralfläche des Anfanges vom Hinterpharynx in den oralen Winkel zwischen dem Tentorium und seinem transversalen Verbindungsbalken (Fig. 1).

Musculus tentorio-pharyngealis posterior (*t p p*) vom Hinterpharynx zu den aboral gerichteten ventralwärts geneigten Längsästen (*Tp*) des Tentoriums.

Von den gesamten Dilatatoren ist, wie Rungius (23) bereits bemerkt hat, keiner imstande, den zusammengekniffenen Mund zu öffnen[1].

[1] Vogel (30) hat in seiner eingehenden Bearbeitung der Larve von *Lampyris noctiluca* auch deren Pharynxmuskulatur untersucht und unter Benutzung der Arbeit von Rungius (23) mit derjenigen der *Dytiscus*-Larve verglichen. So interessant ein derartiger Vergleich ist, wird man doch nicht vergessen dürfen, daß etwaige Ähnlichkeiten sehr wahrscheinlich nur auf Konvergenz beruhen, hervorgerufen durch die bei beiden Tieren erfolgte Umbildung des Pharynx zu einem Saugorgan. Da ich die Pharynxmuskulatur anders einteile als Rungius, komme

b) Muskeln der Kopfanhänge (Fig. 5—9).

ALT (1) hat bei der Bearbeitung des Tracheensystems auch die Muskulatur der Kopfgliedmaßen dargestellt, offenbar nach einem durchsichtigen Totalpräparat und nur zur Orientierung über den Tracheenverlauf. Hier ist ein tieferes Eingehen noch erforderlich. Einen kurzen Vergleich mit der imaginalen Muskulatur schließe ich der Besprechung teils der einzelnen Muskeln, teils größerer zusammengehöriger Gruppen an.

1. Oberlippenmuskulatur.

Die Oberlippe der Larve ist vollkommen unbeweglich. Es fehlt also hier im Gegensatz zur Imago jede Muskulatur.

2. Antennenmuskulatur (Fig. 6).

Die Antenne kann nur als ganzes bewegt werden; innerhalb der Antennenglieder finden sich keine Muskeln. Wie bei der Imago wird durch drei Muskeln (nicht, wie ALT glaubt, nur durch zwei), eine allseitige Drehung der Antenne ermöglicht. Freilich kann nach keiner Seite ein weiter Ausschlag erfolgen, da die drei Muskeln parallel nebeneinander herlaufen und ihre Insertionspunkte am Grundgliede der Antenne dicht beieinander liegen. Die drei Muskeln liegen dem zum Foramen antennale ziehenden dünnen Ast des Tentoriums (Ta) dorsal auf.

Musculus extensor antennae (K_1). (Le protracteur de l'antenne, STRAUSS-DÜRKHEIM; Extensor antennae, BURMEISTER; M. extensor antennae, BAUER).

Er kommt vom dorsalen Ende des Tentoriums. Seine sehnige Insertion liegt am vorderen ventralen Rande des Antennengrundgliedes. Durch ihn wird die Antenne nach vorn bewegt.

Musculus flexor antennae (K_2). (Le fléchisseur en arrière de l'antenne, STRAUSS-DÜRKHEIM; Flexor antennae, BURMEISTER; M. flexor antennae, BAUER.)

Dieser kräftigste Antennenmuskel verläuft am weitesten kaudalwärts. Er entspringt dicht neben dem vorigen am Tentorium und inseriert mit einer kräftigen Sehne am hinteren ventralen Rande des Grundgliedes der Antenne. Durch seine Kontraktion wird ein zuckendes

---

ich schon deswegen zu anderen Vergleichen als VOGEL: Dilat. I und II (VOGEL) entsprechen wohl Dilat. I und II (RUNGIUS, SPEYER); Dilat. III (V.) = ? IV (SP.); Dilat. IV (V.) = III (R. und SP.); Dilat. V (V.) = V (R.), VIII (SP.); VI (V.) fehlt bei *Dytiscus*; es kommen auch schwerlich die dilat. pharyngis externi (R.) in Frage, wie VOGEL glaubt; VII und VIII (V.) fehlen bei *Dytiscus*.

Rückwärtsschlagen der Antenne bewirkt, das man bisweilen an der ruhenden Larve beobachtet (vgl. S. 442).

Musculus levator antennae (K_3). (Élévateur de l'antenne, Strauss-Dürkheim.)

Zwischen den beiden vorigen und an seinem Grunde teilweise von ihnen verdeckt verläuft dieser schwache Muskel vom Tentorium zum dorsalen Rande des Antennengrundgliedes, wo er mit langer Sehne inseriert. Er hebt die Antenne.

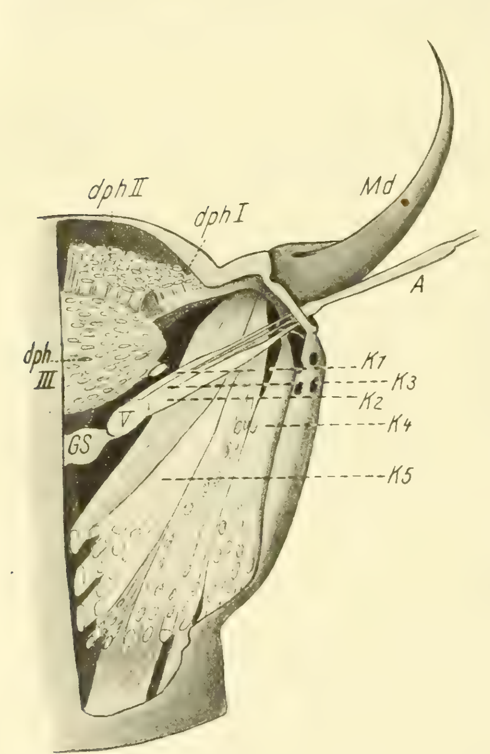


Fig. 6.
Rechte Kopfhälfte dorsal geöffnet. Vergr.: 10.

Nach Bauer verhalten sich die Insertionen der drei imaginalen Antennenmuskeln gerade umgekehrt zueinander wie bei der Larve. Extensor und Flexor inserieren mehr dorsal, und an Stelle des larvalen Levator gibt Bauer einen ventral inserierenden Depressor. Im Grundgliede der imaginalen Antenne finden sich ein Abductor und Adductor articuli secundi antennae. Ihnen homologe Muskeln suchte ich bei der Larve vergeblich.

3. Mandibelmuskulatur (Fig. 5 und 6).

Musculus extensor mandibulae (K_4). (Abducteur de la mandibule, Strauss-Dürkheim; Extensor mandibulae, Burmeister und Bauer.)

Am lateralen Rande der Mandibelbasis inseriert mit einer kräftigen, am Grunde dunkel chitinisierten Sehne dieser aus vielen Einzelbündeln bestehende Muskel. Seine Ursprungspunkte liegen im lateralen Teile der Kopfkapsel, jedoch nicht im »Halse«.

Musculus flexor mandibulae (K_5). (Adducteur des mandibules, Strauss-Dürkheim; Flexor mandibulae, Burmeister und Bauer.)

Er ist der kräftigste Muskel der Larve. An der dorsalen und ventralen Kopfkapsel, sogar noch im Halsabschnitte liegen seine Ursprungspunkte, die, neben denjenigen des vorigen und der Pharynxmuskulatur, dem Kopf seine charakteristische Zeichnung verleihen (Fig. 5). Der Muskel besitzt, entsprechend der großen Zahl seiner Bündel, drei Sehnen, von denen die am weitesten ventral gelegene dorsoventral abgeplattet ist, während die beiden über ihr verlaufenden schwächeren seitlich flach sind. Alle drei inserieren gemeinsam mittels einer dunkel chitinisierten Platte am medialen Rande der Mandibelbasis.

Wenn auch die Mandibeln der Larve zu Saugrohren umgestaltet sind, so bleibt doch die beißende Bewegung dieselbe wie bei der Imago. Dementsprechend sind in der Gestalt der Mandibelmuskeln auch nur geringe, durch Abweichungen in der Kopfform bedingte Unterschiede zwischen den beiden Entwicklungsstadien vorhanden.

Fig. 7.
Rechte Kopfhälfte auf der Ventralseite geöffnet. Vergr.: 10.

4. Maxillenmuskulatur (Fig. 7 und 8.)

Da die Maxillen nicht wie beim Käfer zum Kauen dienen, sondern nur Träger chemischer Sinnesorgane sind, haben sie die von Blunck (5) beschriebene Reduktion erfahren. Die Bewegung der ganzen Maxille erfolgt durch drei Muskeln.

Musculus extensor maxillae (K_6). (Abducteur de la machoire, Strauss-Dürkheim; Extensor maxillae, Burmeister und Bauer.)

Dieser kräftige Muskel hat fächerförmige Gestalt und inseriert an der ventralen Kopfkapsel zwischen Flexor und Extensor mandibulae.

Er greift mit starker Sehne am lateral-ventralen Rande der rudimentären Cardo an und bewirkt so das der Antennenbewegung ähnliche, aber viel weiter ausschlagende Zucken der Maxille. Hier wie dort handelt es sich wohl um ein chemisches Prüfen des Wassers.

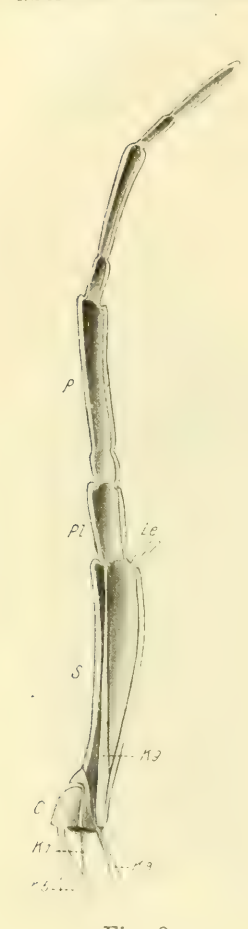


Fig. 8.

Rechte Maxille von der Ventralseite. Stipes u. Palpus durch Sagittalschnitt geöffnet. Vergr.: 26.

Musculus levator maxillae (K_7).

Am dorsalen Rande des Stipes inseriert ein ganz dünner Muskel, der wegen seiner Kleinheit bisher übersehen wurde. Er läuft dorsal über den medialen Teil des Extensor und entspringt neben diesem an der Kopfkapsel. Seine Kontraktion hebt die Maxille ein wenig.

Musculus flexor maxillae (K_8). (Adducteur de la machoire, Strauss-Dürkheim; Flexor maxillae, Burmeister; Musculus flexor maxillae anterior, Bauer.)

Während zum Ausgleich der durch den Levator bewirkten geringen Bewegung die Elastizität des Chitins ausreicht, findet sich für den Extensor dieser annähernd gleichstarke Antagonist. Er entspringt an der Vorderkante des dorsoventralen Astes vom Tentorium, verjüngt sich gleichmäßig und inseriert mit dünner Sehne am medialen Rande des Stipes.

Beweger des Palpus maxillaris:

Musculus extensor palpi maxillaris (K_9). (Musculus extensor palpi maxillaris, Bauer.)

Dieser Muskel entspringt am medialen Grunde des Stipes und inseriert am lateralen basalen Rande des Palpariums. Er vergrößert beim seitlichen Ausschlagen der Maxille die Bewegung des Palpus. Antagonistisch zu ihm wirkt allein die Elastizität des Chitins.

Palparium und Palpenglieder sind frei von Muskulatur.

Der imaginale Extensor maxillae ähnelt dem der Larve. Musculus flexor maxillae superior (Bauer) entspricht sehr wahrscheinlich dem larvalen Levator maxillae, der imaginale Flexor maxillae anterior

dem larvalen Flexor maxillae, während ein dem Flexor maxillae posterior entsprechender Larvenmuskel nicht gefunden werden kann. Bei der Larve ist außer dem Lobus internus auch der Lobus externus so stark reduziert, daß jegliche Muskulatur für ihn fehlt. Dagegen entspricht der larvale Extensor palpi maxillaris durchaus dem gleichnamigen der Imago. Bei dem Käfer finden sich auch in den Palpengliedern Muskeln, wodurch der ganze Palpus beweglicher wird.

5. Unterlippenmuskulatur (Fig. 7 und 9).

Wie die Unterlippe der Larve aufzufassen ist, hat BLUNCK (5 eingehend dargelegt. Seine, bzw. EUSCHERS (12) Bezeichnungen behalt ich bei. Die Muskulatur der Unterlippe besteht nur aus jederseit

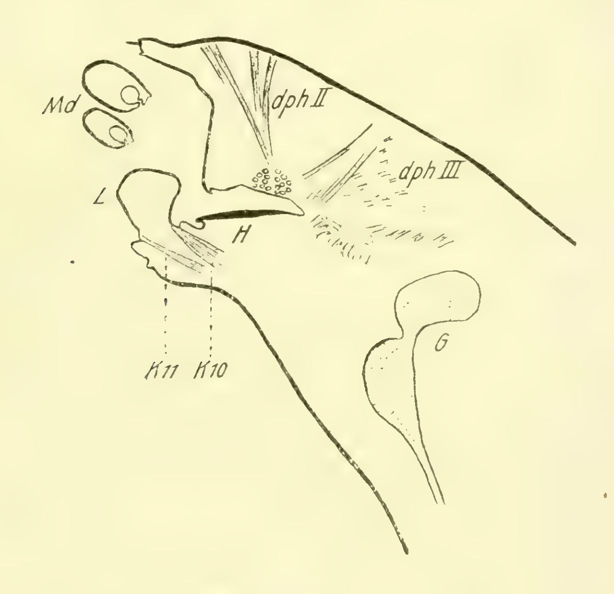


Fig. 9.

Sagittalschnitt durch den Vorderkopf einer frisch geschlüpften Larve. Die Mundspalte hat sich bei der Konservierung geöffnet. Vergr.: 39.

einem Heber und Senker. Kontrahieren sich beide Muskeln einer Seite gleichzeitig, so wird eine geringe Drehung der Unterlippe resultieren.

Musculus levator labii (K_{10}).

Er hat seinen Ursprung am dorsoventralen Hauptstamm des Tentoriums medial neben dem Flexor maxillae und inseriert am dorsalen Rande des Palpariums.

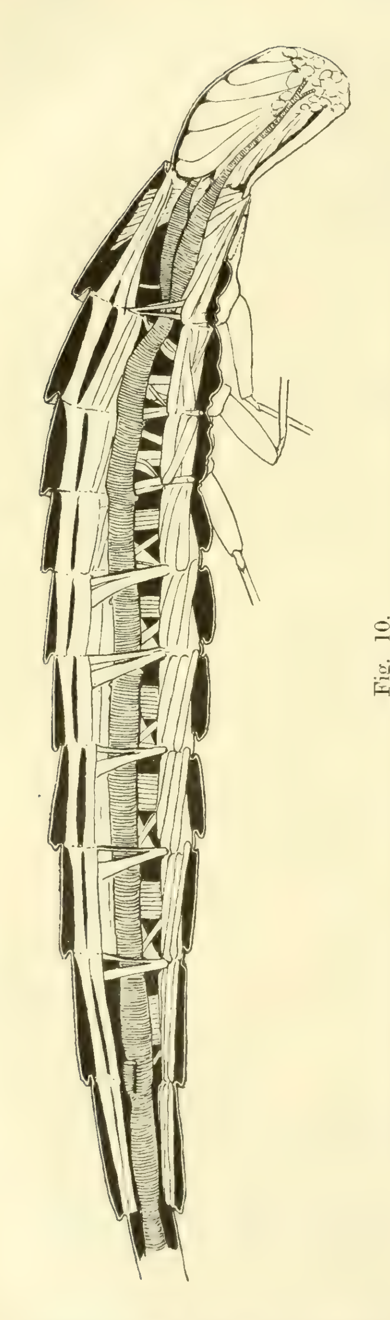


Fig. 10. Linke Körperhälfte einer durch einen Medianschnitt geöffneten Larve. Darm und Bauchmark entfernt. Vergr.: 3 3/4.

Musculus depressor labii (K_{11}).

Ebenfalls am Tentorium, ventral vom Levator labii entspringt dessen Antagonist, der am ventralen Rande des Palpariums angreift und die Unterlippe senkt.

Die hoch differenzierte Unterlippe der Imago unterscheidet sich schon rein äußerlich so stark von derjenigen der Larve, daß man auch bei der Muskulatur große Unterschiede erwarten kann. Die Verschiedenheiten sind tatsächlich so beträchtlich, daß ein nur morphologischer Vergleich unfruchtbar sein würde.

II. Thorax (Fig. 10–16 u. Taf. VII).

Der Thorax ist durch den Besitz der drei Beinpaare gekennzeichnet. Unterschiede in der Muskulatur der drei Segmente erklären sich teilweise schon daraus, daß der Prothorax mit dem Kopf, der Metathorax mit dem Abdomen verbunden ist. Der Prothorax nimmt wie bei allen Insekten insofern noch eine besondere Stelle ein, als Kopf sowohl wie Mesothorax in ihn fernrohrartig eingeschoben sind. Will man also die dorsalen und ventralen Längsmuskeln Levatoren und Depressoren nennen, so könnte man am sichersten vom Prothorax ausgehen, da ein allgemein gültiger Schwerpunkt, den man zum Ausgang nehmen könnte, kaum genannt werden kann. Ich lasse mich jedoch bei der Benennung der Muskeln von den S. 425 genannten Gesichtspunkten leiten.

Die Muskulatur des Thorax und des 1. Abdominalsegmentes habe ich außer in Textfiguren auch schematisch nach der Methode von Voss (27) dargestellt (Taf. VII). Beim Besprechen der einzelnen Muskeln werde ich auf die Tafel nicht besonders verweisen.

a) Prothorax.

1. Dorsale Muskeln.

In allen Thorakal- und Abdominalsegmenten sind die dorsalen und ventralen Längsmuskeln intersegmental.

Musculus levator capitis horizontalis (I_1). Fig. 11.) (Élévateur de la tête, Strauss-Dürkheim; Elevator capitis internus, Burmeister und Luks; Musculus pronoti primus, Voss; Musculus levator capitis horizontalis, Bauer).

Vom Vorderrande des Mesonotums entspringen mehrere, bis zu neun flache Muskelbündel, die sich teilweise decken, und ziehen ständig konvergierend zum dorsalen Rande des Hinterhauptsloches, wo sie gemeinsam an einer kleinen Schuppe des »Halses« inserieren. Rechter und linker Levator capitis berühren sich fast in der Medianlinie. Durch ihre Kontraktion wird der Kopf — oder bei fixiertem Kopf der Mesothorax — gehoben.

Dieser Muskel ist offensichtlich Bauers Musculus levator capitis horizontalis homolog, zumal auch seine Lage im Verhältnis zum Musculus rotator capitis superior bei Imago und Larve die gleiche ist.

Musculus rotator capitis superior (I_2), Fig. 5 und 11. (Élévateur de la tête, Strauss-Dürkheim; Levator capitis externus, Burmeister; Elevator capitis externus, Luks; Musculus rotator capitis superior, Bauer.)

Öffnet man den Prothorax einer Larve vom Rücken her, so findet man unmittelbar rechts und links neben der Medianlinie je eine dicht am Hinterhaupt beginnende und sich fast bis zum Hinterrande des Pronotums erstreckende Reihe von Muskelinsertionen. Sie sind übrigens bei genauem Zusehen schon ohne optische Hilfsmittel als helle, etwa 4 mm lange Perlenschnur in der Zeichnung des Exoskelets zu erkennen (Fig. 5). Die dünnen Bündel ergeben zusammen einen seitlich flachen Muskel, der sich stark verschmälernd lateral von I_1 (der also fast ganz verdeckt liegt), vorwärts abwärts zieht und am seitlichen Rande des Hinterhauptsloches inseriert. Bei einseitiger Kontraktion wird der Kopf gedreht.

Gestalt und Verlauf dieses Muskels ist bei der Imago sehr ähnlich. Bauer glaubt, daß bei gleichzeitiger Kontraktion des rechten und linken

der Kopf gehoben wird. Dies scheint mir bei der Larve nur in ganz geringem Maße möglich zu sein.

Musculus pronoti internus (I_3a), Fig. 5 und 12. (Retracteur du corselet, STRAUSS-DÜRKHEIM; Retractor prothoracis, BURMEISTER und LUKS; Musculus pronoti tertius, Teilmuskel *a*, VOSS; Musculus depressor prothoracis, BAUER.)

Der Prothorax besitzt zwei flache seitliche Einbuchtungen, durch die er in drei analwärts kürzer werdende Stücke geteilt wird (Fig. 5). In der vorderen Einbuchtung inserieren lateral von den Insertionen des I_2 zwei kräftige flache Muskeln dicht nebeneinander und laufen über I_1 her geradlinig an den dorsalen Vorderrand des $a + p$-Tergits (BERLESE[3]) vom Mesothorax. Dort deckt ihre Insertion teilweise die von I_1.

Zweifellos haben wir hier einen, dem Musculus depressor prothoracis BAUERS homologen Muskel vor uns. Dennoch mußte ich diese Bezeichnung fallen lassen, da der horizontal verlaufende Muskel, dessen Ursprungsstelle und Insertion ziemlich in einer Höhe liegen, bei der Larve unmöglich den Prothorax niederdrücken kann. Er wird im Gegenteil den Mesothorax gegen den Prothorax aufrichten. Der Zwang, homologe Muskeln bei Imago und Larve anders zu bezeichnen, weist deutlich auf die Mängel der physiologischen Benennungsweise hin.

Musculus pronoti externus (I_3b), Fig. 12. (Rotateur du corselet, STRAUSS-DÜRKHEIM; Rotator prothoracis, BURMEISTER und LUKS; Musculus pronoti tertius, Teilmuskel *b*, VOSS; Musculus rotator prothoracis, BAUER.)

Dieser verhältnismäßig schwache Muskel besteht aus drei bis vier getrennt verlaufenden Bündeln, die einerseits am Prothorax dorsal von I_3a inserieren und andrerseits lateral von dessen Insertion am Vorderrande des $a + p$-Tergits vom Mesothorax ansetzen. Unterhalb dieses Punktes beginnt die auffällige Verschmälerung des $a + p$-Tergits (vgl. Fig. 8 von BLUNCK [5]).

Da der Muskel etwas schräg verläuft, mag er eine, wenn auch schwache, drehende Wirkung haben. Er ist also dem von BAUER beschriebenen Muskel nicht nur homolog, sondern auch funktionell ähnlich.

2. Ventrale Muskeln.

Musculus depressor capitis horizontalis (I_4 *a* und *b*), Fig. 11 und 15. (Retracteur de la jugulaire, STRAUSS-DÜRKHEIM; Retractor jugularis, LUKS und BURMEISTER; Musculus prosterni, VOSS; Musculus depressor capitis horizontalis, BAUER.)

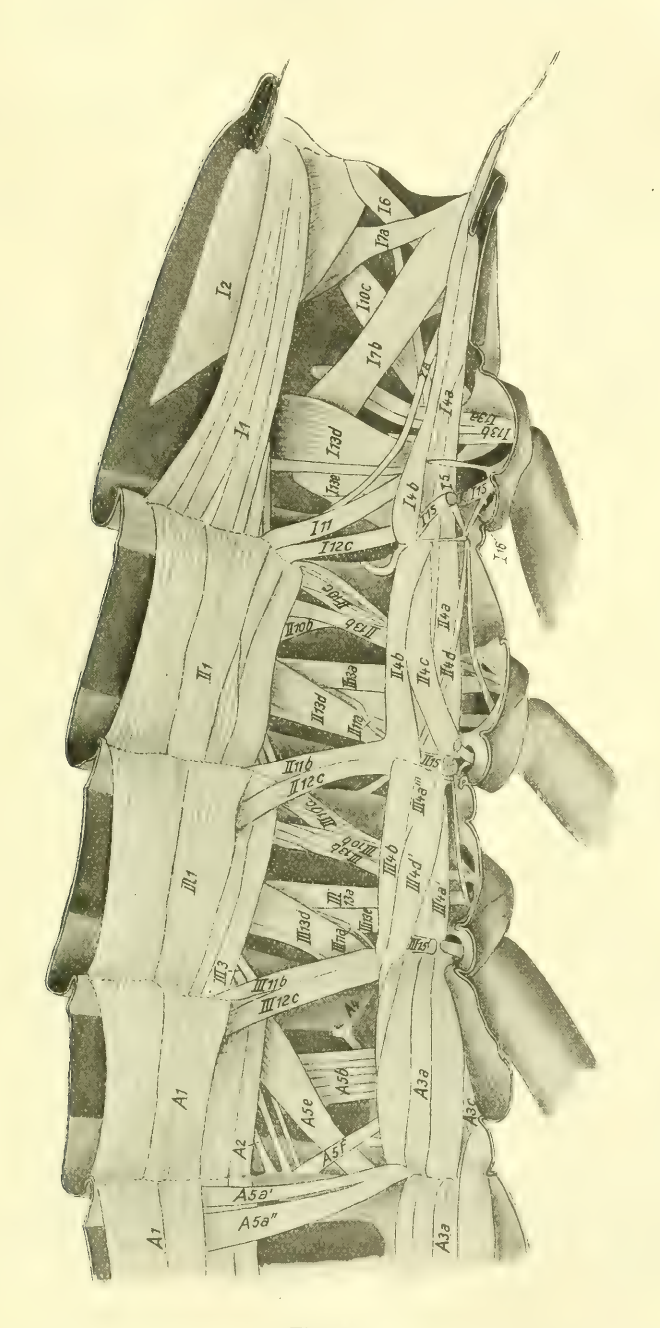


Fig. 11.
Medianschnitt durch Thorax und Abdominalsegment 1 u. 2. Innerste Muskellage. Vergr.: 15.

Als Antagonist zu den Musculi levatores capitis wirkt neben dorsoventralen Bündeln hauptsächlich eine Gruppe horizontal dem Sternum aufliegender Muskeln. Man erkennt an ihr eine deutliche Scheidung in zwei Untergruppen, die beide median von der Beinmuskulatur verlaufen.

Untergruppe a, bestehend aus mehreren Bündeln, kommt von der vorderen Kante der oberen Hälfte von Furca y und greift am aboralen Rande der Jugularstückchen an.

Die einfache Untergruppe b dagegen inseriert an der Furcilla und zieht, die Untergruppe a teilweise überlagernd, über die Jugularstückchen hinweg, um stark verdünnt am Innenrande der Epikraniumhälften anzusetzen, dort, wo diese die Kehlregion zwischen sich fassen. Bauer spricht bei der Imago nur von einem Muskel. Da aber einerseits bei der Imago die Furca y sich am Hinterrand des Prosternums befindet, und eigentliche Jugularstückchen fehlen, andrerseits der Kopf der Larve die bekannte Umbildung vom normalen Typ erfahren hat, so sind zweifellos diese Muskeln bei Imago und Larve als homolog zu betrachten.

Musculus mediofurcalis prothoracis (I_5), Fig. 12, 15, 16.
(Medianpaariger ventraler Längsmuskel, Voss.)

Die unpaare, intersegmentale Apophyse (Fig. 2 UA) entsendet zwei untereinander herlaufende schräg vorwärts gerichtete, flache Muskeln. Der mehr ventral gelegene (I_{16}) tritt in das Bein ein und wird bei der Beinmuskulatur besprochen werden. Der obere (I_5) verbindet die unpaare Apophyse mit der hinteren Kante der Furca y nahe ihrem oberen Ende. Seine Bedeutung scheint er darin zu haben, die Furca y zu befestigen. Kontrahiert er sich gleichzeitig mit $I_4\,a$, so wird die Furca y etwas aufgerichtet werden; hierdurch wird der abwärts gerichtete Zug der an y ansetzenden Beinmuskulatur ausgeglichen.

Nach der Darstellung von Bauer scheint dieser Muskel bei der Imago zu fehlen, obwohl, wie bereits erwähnt, die unpaare Apophyse sehr stark ausgebildet ist.

3. Dorsoventrale Muskeln.

Die dorsoventral verlaufenden Muskeln, die sternale und tergale (selten pleurale[1]) Skeletteile miteinander verbinden, dienen teils zur Bewegung des Kopfes und Mesothorax, teils zur Bewegung des Ter-

[1] Unter pleuraler Region verstehe ich hier die Verbindungshaut zwischen Tergum und Sternum, unter Einschluß der Subcoxa.

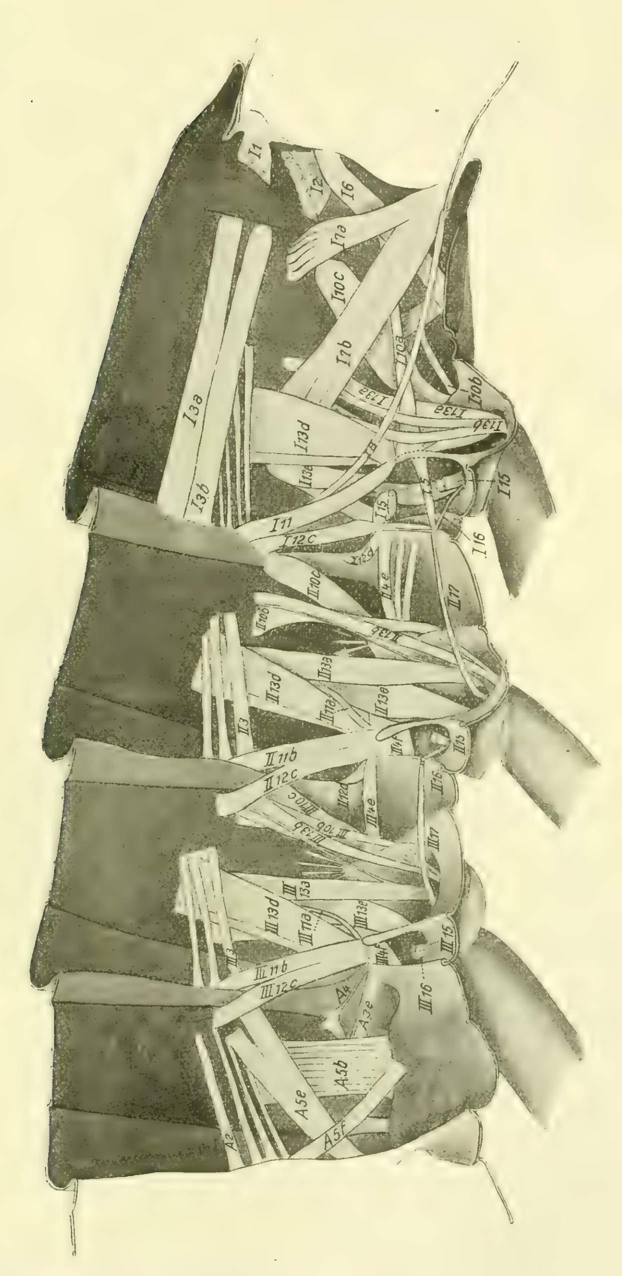


Fig. 12.
Wie Fig. 11. Die innersten Muskeln entfernt. Vergr.: 15.

gums und Sternums gegeneinander — also zur Atmung. Die letzteren sind, soweit sie an den Gabeln x und y angreifen, eben dadurch zu ihrem größten Teil indirekt in den Dienst der Beinbewegung gestellt.

Musculus levator capitis verticalis (I_6), Fig. 11 und 12. (Élévateur de la tête, STRAUSS-DÜRKHEIM; Musculus dorsoventralis quartus »microthoracis«, VOSS; Musculus levator capitis verticalis, BAUER.)

Am seitlichen Rande des Hinterhauptsloches, den Ansatz von I_2 medianwärts deckend, inseriert ein bisweilen zweigeteilter, flacher, intersegmentaler Muskel, der vom hinteren Seitenrande des Acrosternits ausgeht. Je nachdem, wie stark der Hals in den Prothorax zurückgezogen ist, verläuft der Muskel mehr oder weniger steil. Bei gleichzeitiger Kontraktion des rechten und linken Muskels resultiert eine Hebung, bei einseitiger eine Wendung des Kopfes, die vollends in eine Drehung um die Längsachse übergeht, wenn sich gleichzeitig der entgegengesetzte I_2 kontrahiert.

Nach BAUER geht der offenbar homologe Muskel der Imago von der Kehlschiene aus. Ich fand bei Untersuchung des Käferskelets in der Mitte des Vorderrandes vom Prosternum (Kehlschiene) eine kleine dreieckige Platte, die mir dem Akrosternit der Larve zu entsprechen scheint. Leider geht weder aus der Beschreibung BAUERS, noch aus seinen Figuren deutlich hervor, ob sein Muskel an diesem Punkte inseriert.

Musculus depressor capitis verticalis ($I_7\,a$ und b), Fig. 11 und 12. (Elevator jugularis, LUKS; Musculus depressor capitis verticalis, BAUER.)

Die Wirkung von I_4 wird durch zwei Gruppen von seitlich abgeflachten, intersegmentalen Muskelbündeln verstärkt, die gemeinsam am lateralen Rande der Jugularstückchen inserieren. Beide Gruppen entspringen in ungefähr gleicher Höhe am Notum. Die vordere Gruppe a zieht median von I_6 und lateral von I_2 vorbei und inseriert am Notum dicht unterhalb der äußerlich erkennbaren Insertion von $I_3\,a$. Dagegen ist der Verlauf der breiteren Gruppe b viel schräger nach hinten gerichtet.

Bei der Imago ist der Muskel einfach und sein Verlauf nahezu senkrecht. Dies entspricht dem großen Unterschied in der Prothoraxlänge von Imago und Larve.

Musculus depressor capitis obliquus (I_8), Fig. 11 und 12. (Élévateur oblique de la jugulaire, STRAUSS-DÜRKHEIM; Elevator jugularis, LUKS; Musculus depressor capitis obliquus, BAUER.)

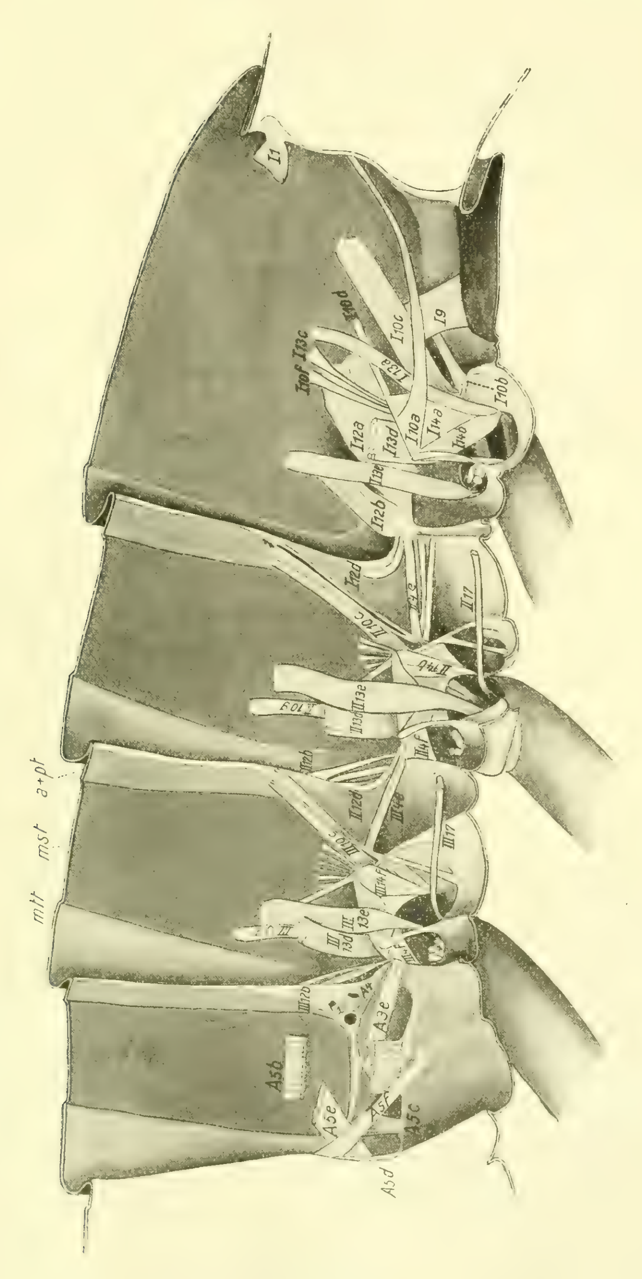


Fig. 13.

Wie Fig. 12. Die seitlichsten Muskeln freigelegt. Vergr. 15.

Dieser lange, dünne und in seiner Wirkung offenbar auch sehr geringe Muskel inseriert am Vorderrande des $a + p$-Tergits vom Mesothorax, unmittelbar unterhalb von $I_3 b$. Er tritt zwischen den beiden Bündeln von I_{11} hindurch und durchläuft medial von der Beinmuskulatur den ganzen Prothorax, um am Seitenrande der Jugularschuppen anzugreifen. Beide Insertionen dieses intersegmentalen Muskels gehören also nicht dem Prothorax an.

Zweifellos ist I_8 dem ebenfalls als Kopfsenker fungierenden Muskel der Imago homolog.

Musculus dorsoventralis acrosterni prothoracis (I_9), Fig. 13.

Am hinteren Seitenrande des Acrosternits inseriert ein seitlich flacher, verhältnismäßig kurzer Muskel dicht lateral von I_6. Er erhebt sich schräg rückwärts zum Notum und inseriert in der unteren Hälfte des Mesotergits. (Auf Tafel VII ohne Bezeichnung.)

Offenbar handelt es sich bei ihm um einen typischen Atemmuskel, der eine Annäherung der tergalen und sternalen Skeletteile und damit eine Verengerung der Leibeshöhle bewirkt. Diese dorsoventralen Atemmuskeln sind in normaler Weise im Abdomen (s. unten) ausgebildet, wobei freilich auffällig ist, daß gerade die vorderen Teile der abdominalen Sternite von diesen Muskeln freibleiben. Entsprechend der festen Verwachsung der Skeletteile im imaginalen Prothorax ist der Muskel dort nicht vorhanden.

Musculi dorsoventrales praefurcae prothoracis ($I_{10}\, a$—f).

Die Praefurca ist durch ein Muskelbündel mit dem Hinterhauptsloch, durch vier Bündel bzw. Bündelgruppen mit dem Pronotum und durch eins mit der seitlichen Verbindungshaut zwischen Notum und Sternum verbunden:

Musculus dorsoventralis praefurcae a prothoracis ($I_{10} a$), Fig. 12 und 13. (Musculus rotator capitis inferior, Bauer.)

Längs der inneren dorsalen Kante der Platte $x\,a$ (d. h. der subcoxalen Apodeme) inseriert ein flacher und schwacher intersegmentaler Muskel, der lateral von $I_{13} b$, I_6, $I_7\, a$ und b und medial von I_9, $I_{10}\, c$, $I_{13}\, a$ zum Hinterhauptsloch zieht, wo er dicht unterhalb der Insertion des I_2 angreift. Durch seine Funktion als Rotator capitis und durch seinen ganzen Verlauf unterscheidet er sich stark von den übrigen Dorsoventralmuskeln der Praefurca. Bauer sagt von dem Rotator capitis inferior der Imago (S. 608 unten): »Er entspringt am äußeren Rande der vorderen Sternalapophyse, läuft nach vorn, nach innen

und unten und inseriert am unteren Teile des Randes[1] des Hinterhauptsloches; ....«. Danach könnte man an der Homologie beider funktionell ähnlicher Muskeln zweifeln. Die geringe Ausbildung der imaginalen Apophysen scheint mir jedoch ein hinreichender Grund für die abweichende Insertion zu sein.

Musculus dorsoventralis praefurcae *b* prothoracis ($I_{10} b$), Fig. 12—14 *I a*.

An der vorderen Kante der Praefurca inseriert ein, trotz seiner Schwäche aus vielen Einzelbündeln zusammengesetzter Muskel, der schräg vorwärts und aufwärts gerichtet ist und am unteren Rande des Pronotums ansetzt, lateral von I_9.

Musculus dorsoventralis praefurcae *c* prothoracis ($I_{10} c$), Fig. 11—14 *I a*.

Ebenfalls an der vorderen Kante der Praefurca, mehr nach ihrer Spitze zu und anschließend an den vorigen inseriert ein einfacher kräftiger Muskel, der an der Seitenwand des Notums dicht unterhalb der Insertion von $I_7 a$ ansetzt. $I_{10}b + c$ bewirken eine Annäherung des Notums an das Sternum. $I_{10}c$ dient ferner wesentlich zur Befestigung der Praefurca, die durch den nach unten wirkenden Zug der Beinmuskulatur stark in Anspruch genommen wird. Außerdem kann die Subcoxa etwas um das subcoxo-coxale Rumpfgelenk gedreht werden, wodurch sekundär die Bewegungen der Coxa etwas variiert werden können. Denselben Zwecken dienen die drei folgenden Muskeln bzw. Muskelgruppen.

Musculus dorsoventralis praefurcae *d* prothoracis ($I_{10}d$), Fig. 13, 14 *Ia* und *b*.

Dieser schwache, nur aus einem Bündel bestehende Muskel inseriert an der lateralen Fläche der obersten Spitze der Praefurca. Er ist schräg vorwärts aufwärts gerichtet und inseriert am Notum in der Höhe des ihm parallel laufenden $I_{10}c$.

Musculus dorsoventralis praefurcae *e* prothoracis ($I_{10}e$), Fig. 14 *Ib*.

Fast rechtwinklig zu dem vorigen wirkt eine kleine Gruppe von drei bis vier kurzen Muskelbündeln, die dicht unterhalb $I_{10}d$ von der lateralen Flächen der Praefurca herkommt und schräg vorwärts abwärts gerichtet in der Nähe des unteren Randes vom Pronotum inseriert.

---

[1] Bauer meint vielleicht den unteren Teil des Seitenrandes, so daß auch hier die Insertion des Muskels an dorsalen Skeletteilen des Schädels sich befände.

Musculus dorsoventralis praefurcae *f* prothoracis ($I_{10}f$), Fig. 13, 14 *Ia* und *b*.

Dem $I_{10}d$ sehr ähnlich gestaltet ist dieser schwache, bisweilen sogar sehr schwache Muskel, der von der lateralen Fläche der Praefurca, dicht an ihrer höchsten Spitze fast senkrecht zur Seitenfläche des Notums zieht.

Mit Ausnahme des zweifelhaften $I_{10}a$ fehlen diese praefurcalen Dorsoventralmuskeln der Imago völlig — eine Folge davon, daß die Subcoxa vollständig und unbeweglich in das Exoskelet eingeschmolzen ist.

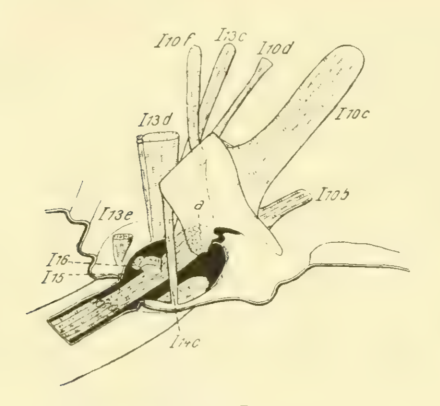


Fig. 14 *Ia*

Aus Fig. 13 Beinansatz des Prothorax isoliert. Vergr.: 15.

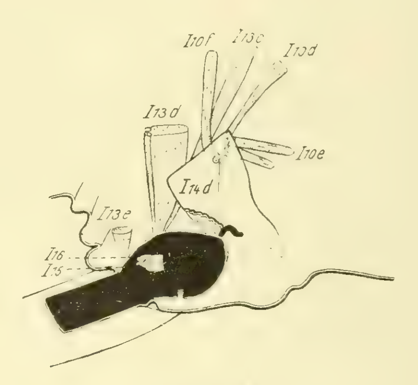


Fig. 14 *Ib*.

Die seitlichen Muskeln der Praefurca *I* freigelegt. Vergr.: 15.

Musculus dorsoventralis furcae prothoracis (I_{11}), Fig. 11 und 12.

Während die Praefurca x, wie eben gezeigt, durch mehrere Muskelgruppen gestützt und bewegt wird, inseriert an der Furca y nur ein einziger dorsoventraler und zwar intersegmentaler Muskel, der aus zwei sich seitlich deckenden Bündeln besteht. Allerdings wird y auch bedeutend weniger in Anspruch genommen, zumal sie mit der kräftigen Praefurca bindegewebig verbunden ist. Von ihrer dorsalen Spitze steigt der sich konisch verbreiternde flache Muskel zum Vorderrand des $a + p$-Tergits vom Mesothorax auf, wo er neben I_3b inseriert. Durch seine Kontraktion wird die Furca y angehoben und damit der Thorax etwas abgeflacht. Schließlich kann bei einseitiger Kontraktion der Mesothorax schwach gedreht werden. Bei der Imago fehlt dieser Muskel. Er ist vielleicht mit $I_{12}c$ verschmolzen.

Musculi dorsoventrales furcillae prothoracis ($I_{12}a$—d), Fig. 11—13.

Die an der Furcilla inserierenden Muskeln zerfallen in zwei Abteilungen. Während die beiden Gruppen der vorderen Abteilung am Pronotum ansetzen, wirken die beiden der hinteren auf die seitliche intersegmentale Einfaltung.

Musculus dorsoventralis furcillae *a* prothoracis, Fig. 13, besteht aus einem sehr kräftigen, seitlich flachen Bündel von vier bis sechs Muskeln, das lateral von der gesamten Beinmuskulatur an der Seitenfläche des Pronotums inseriert und sich stetig verschmälernd an der Furcilla angreift. Die Insertion am Notum ist äußerlich an einer schwachen Einbuchtung des Exoskelets vorwärts unterhalb der Beinmuskelinsertionen zu erkennen. Seiner Wirkung nach haben wir es mit einem kräftigen Depressor mesothoracis zu tun, der bei einseitiger Kontraktion auch als Rotator tätig ist. Er wird unterstützt durch den

Musculus dorsoventralis furcillae *b* prothoracis, Fig. 13. Dieser ist ebenfalls ein kräftiger, aus vielen Einzelbündeln zusammengesetzter Muskel, dessen Insertion am Pronotum ziemlich in der gleichen Höhe gelegen ist, wie diejenige des Muskels *a*, aber mehr kaudal.

Die beiden eben beschriebenen Muskeln fehlen bei der Imago.

Musculus dorsoventralis furcillae *c* prothoracis, Fig. 11 und 12. (Musculus levator prothoracis, Bauer.)

Dieser flache intersegmentale Muskel, der fast senkrecht über der Furcilla, am Vorderrande des Mesonotums dicht unterhalb I_{11} inseriert, gleicht diesem Dorsoventralmuskel der Furca *y* auffällig in seiner ganzen Gestalt. Durch seine Kontraktion wird die Intersegmentalfalte vertieft. Der große Tracheenlängsstamm zieht zwischen ihm und dem I_{11} einerseits, und der übrigen Dorsoventralmuskulatur (einschließlich Beinmuskeln) andrerseits hindurch. Dies erinnert im Gegensatz zu Meso- und Metathorax an die Verhältnisse im Abdomen (Fig. 10).

Bei der Imago entspricht ihm der von Bauer als Musculus levator prothoracis bezeichnete Muskel. Diesen Namen konnte ich nicht beibehalten, weil die Funktion des Muskels bei der Larve eine andre ist. Sehr viel kleiner und unbedeutender ist der intersegmentale

Musculus dorsoventralis furcillae *d* prothoracis, Fig. 11 bis 13.

Dieser inseriert nur wenig dorsal von der Furcilla im pleuralen Gebiet der intersegmentalen Falte, und zwar an ihrer mesothorakalen Fläche. Auch er vertieft die Segmentgrenze und trägt ebenso wie $I_{12}c$ zur Ausführung der Atem- und Verdauungsbewegungen bei.

4. Beinmuskulatur.

Alle drei Beinpaare besitzen die normale Gliederung der Hexapodenextremität in Coxa, Trochanter, Femur, Tibia, Tarsus und Prätarsus. Der Tarsus ist eingliedrig (= Miotarsus, Börner [8]), der Prätarsus besteht aus den beiden Krallen (s. Blunck [5], S. 76). Irgendwelche Verwachsungen wie bei dem dritten Beinpaar der Imago finden nicht statt. Da Unterschiede in der Muskulatur der drei Beinpaare nur hinsichtlich der die Coxa bewegenden Muskeln bestehen, werden diese bei den entsprechenden Segmenten klargelegt werden, alle übrigen bespreche ich zum Schluß gemeinsam für die drei Beinpaare. Die Beweger der Coxa liegen im Thorax und inserieren teils am Notum, teils an der subcoxalen Praefurca und teils an den ventralen Apophysen *y* und *z*. — Voss (26) teilt die Beinmuskulatur von *Gryllus* ein in dorsoventrale, pleurale und sternale Muskeln; ich habe eine etwas andre Einteilung gewählt. Vergleiche auch meine Extremitätenstudie (24b).

α. Muskeln vom Notum zur Coxa.

Das Hüftgelenk ermöglicht der Coxa eine allseitige Drehung, und zwar befindet sich der festgelegte Drehpunkt an ihrem vorderen lateralen Rande dort, wo sie mit einem etwas verdickten, dunkelchitinisierten Knopf in eine subcoxale Gelenkgrube eingreift (s. Endoskelet S. 430). Dadurch erhält die Coxa die zum Schwimmen, Schreiten und Anklammern nötige Beweglichkeit. Da die Bewegungen vielseitiger und anders geartet sind als bei der Imago, mußte ich die Bezeichnungen Bauers fallen lassen. Die Insertionen aller Beinmuskeln (mit Ausnahme der an den »Gabeln« angreifenden) bilden auf dem Pronotum eine äußerlich sichtbare Gruppe von hellen Flecken (Fig. 5 *MP*). Wie die verschiedenen Muskelgruppen sich auf ihrem Wege vom Notum zur Coxa verflechten, geht mit genügender Deutlichkeit aus den Zeichnungen hervor.

Musculus dorsoventralis *a* prothoracis (Promotor coxae) ($I_{13}a$), Fig. 11—13.

Dieser von allen Beinmuskeln mit seiner Insertion am Notum am weitesten oral gelegene ist seitlich abgeflacht und inseriert unmittelbar vor dem Coxakondylus am vorderen lateralen Rande der Coxa. Er läßt die Coxa nach vorne pendeln. Da sein Hebelarm an der Coxa nur sehr kurz ist, wird auch seine Wirkung nicht bedeutend sein.

Musculus dorsoventralis *b* prothoracis (Promotor coxae) ($I_{13}b$), Fig. 11 und 12.

Zwei unter sich und mit $I_{13}a$ ungefähr gleichlange, dünne Muskeln nehmen kaudalwärts neben dem vorigen am Notum ihren Ursprung,

konvergieren bei ihrem Lauf zum Sternum allmählich und inserieren schließlich gemeinsam am vorderen Coxarande, medial von $I_{13}a$. Da sie einen längeren Hebelarm haben als $I_{13}a$, werden sie für die Vorwärtsbewegung des Beines wichtiger sein als der vorige.

Bei der Imago beschreibt BAUER drei Extensores coxae prothoracis, die mir mit $I_{13}a$ und b homolog zu sein scheinen. Dadurch, daß bei der Imago das Hüftgelenk anders gestaltet ist als bei der Larve, und daß die Insertionen der drei Muskeln mehr an die mediane Seite des Coxarandes gerückt sind, wird die gegensätzliche Wirkung bedingt.

Musculus dorsoventralis *c* prothoracis (Remotor coxae) ($I_{13}c$), Fig. 13, 14 *Ia* und *b*.

Dieser, den beiden vorhergehenden an Länge und Stärke ungefähr gleichende Muskel verläuft lateral von der Praefurca und, indem er sich allmählich konisch zuspitzt, inseriert er am hinteren lateralen Rande der Coxa. Da die Entfernung seiner Insertion vom Kondylus erheblich größer ist als die von $I_{13}a$ und b, so ist seine antagonistische Wirkung auch energischer, obwohl er nur zur Unterstützung des folgenden Muskels funktioniert.

Musculus dorsoventralis *d* prothoracis (Remotor coxae) ($I_{13}d$), Fig. 5 und 11—14 *Ib*.

Von allen dorsoventralen Coxamuskeln ist dies der bedeutendste. Er besteht aus drei dicht zusammenliegenden Bündeln: einem sehr starken vorderen und zwei ganz dünnen, sich deckenden hinteren. Unter den am Notum äußerlich sichtbaren Insertionen der Beinmuskeln erkennt man die seine als den am weitesten dorsal gelegenen Halbmond. Alle drei Bündel inserieren gemeinsam mittels einer starken Sehne hinter dem Coxakondylus. Aus der Stärke dieses Muskels und dem Vorhandensein einer langen, kräftigen Sehne erkennt man, wie wichtig er für die Rückwärtsführung der Coxa, also für die Schwimm- und Schreitbewegung ist.

Musculus dorsoventralis *e* prothoracis (Remotor coxae) ($I_{13}e$), Fig. 11—14 *Ib*.

Kaudal neben dem vorigen und parallel zu ihm läuft ein einfacher mittelkräftiger Muskel vom Notum zum hinteren Coxarand. Auch er wirkt als Remotor.

Bevor ich den Vergleich zwischen den larvalen Muskeln $I_{13}c$—e und den imaginalen »Flexoren« BAUERS ziehe, ist es nötig, die Beinmuskeln der Praefurca und Furca zu betrachten.

Sowohl von den drei paarigen wie von der unpaaren medianen Apophyse gehen Beinmuskeln aus.

β. Muskeln von der Praefurca und von der ventralen Apophyse y zur Coxa.

Musculus praefurco-coxalis *a* prothoracis (Promotor coxae) ($I_{14}a$), Fig. 13.

Auf der medialen Fläche der Praefurca und einem Teil der oralen Fläche von $x\,a$ entspringt dicht an ihrer dorsalen Kante ein kräftiger flacher Muskel, der dadurch, daß er in der Mitte am stärksten ist, den Winkel zwischen x und $x\,a$ ausgleicht. Indem der Muskel ventralwärts sich stark verschmälert, so daß er eine deutlich dreieckige Gestalt erhält, inseriert er zwischen Coxakondylus und $I_{13}a$. Er bewegt also das Bein nach vorn (promotor coxae). Der geringe Hebelarm, mit dem er nur an der Coxa angreift, wird durch seine Stärke wieder ausgeglichen.

Musculus praefurco-coxalis *b* prothoracis (Promotor coxae) ($I_{14}b$), Fig. 13.

Auf derselben Fläche von $x\,a$, aber mehr medial als der vorige, inseriert ein mittelkräftiger, ebenfalls flacher Muskel, der zwischen $I_{13}a$ und $I_{14}a$ am vorderen lateralen Coxarand angreift. Eigenartig ist, daß der Muskel mit seinem dorsalen Ende zum Teil auch an der Furca inseriert. Diese Verbindung scheint mir jedoch sekundärer Natur zu sein, ermöglicht durch die bindegewebige Verknüpfung von $x\,a$ und y. Auch er ist ein Promotor coxae.

Musculus praefurco-coxalis *c* prothoracis (Adductor coxae) ($I_{14}c$), Fig. 14 *Ia*.

Auch von der lateralen kaudalen Fläche der subcoxalen Apodeme $x\,a$ gehen zwei Subcoxocoxalmuskeln aus. Der erste, der am medialen Winkel von $x\,a$ entspringt, ist ein schwacher Muskel von gleichbleibender Breite, der am hinteren Ende des medialen Coxarandes inseriert. Die Insertion befindet sich jedoch nicht direkt an der harten Coxa, sondern bereits in dem weichhäutigen Chitin. Da der Angriffspunkt fast diagonal dem Kondylus gegenüber liegt, kann dieser an sich schwache Muskel leicht das Bein unter den Leib schlagen. Der zweite ist der

Musculus praefurco-coxalis *d* prothoracis (Remotor coxae) ($I_{14}d$), Fig. 14 *Ib*.

In diesem breiten dreieckigen Muskel, der in der Nähe der dorsalen Kante von $x\,a$ inseriert, haben wir den besonderen Antagonisten von $I_{14}a$ zu betrachten. Sein Angriffspunkt an der Coxa liegt unmittelbar kaudalwärts neben dem Kondylus; er wirkt also als Remotor coxae.

Ein Vergleich der larvalen Beinmuskulatur mit der imaginalen stößt deshalb auf besondere Schwierigkeiten, weil die Zahl der Muskeln

beim Käfer außerordentlich reduziert ist. Verglichen sind bereits $I_{13}a$ und b, die Promotores coxae (Extensores coxae, BAUER). An Flexores coxae unterscheidet BAUER zwei, von denen der eine (*f c I b*) an der »Sternalapophyse« inseriert. Bei der engen Berührung von Praefurca und Furca bei der Larve liegt die Vermutung nahe, daß es sich hier um einen dem $I_{14}c$ homologen Muskel handelt, dessen Insertion also von x auf y übergegangen wäre. Dem steht allerdings die verschiedenartige Natur der subcoxalen Praefurca und der sternalen Furca entgegen.

Bei dem imaginalen Muskel *f c I a* handelt es sich wahrscheinlich um den larvalen $I_{13}d$, während der larvale $I_{13}e$ bei der Imago fehlt. Statt seiner sieht man einen tergal-trochanteralen Muskel (*e t r I*, BAUER). Für $I_{14}a$, b und d lassen sich nach BAUERS Beschreibung bei der Imago ebensowenig homologe Muskeln finden wie für die beiden folgenden.

γ. Muskeln der Furcilla und der medianen unpaaren Apophyse.

Von jeder Furcilla geht ein Muskel aus, von der unpaaren Apophyse je einer nach beiden Seiten.

Musculus furcillo-coxalis prothoracis (Adductor coxae) (I_{15})[1], Fig. 11, 12, 14 *Ia* und *b*, 15 und 16.

Dieser mittelkräftige, bisweilen geteilte Muskel geht von der Furcilla aus; er durchquert den Prothorax vor dem ligamentum transversale (dorsal von der Längskommissur zwischen I. und II. Thorakalganglion) und tritt unter I_5 hindurch in die Coxa ein, an deren hinterer lateraler Wand er inseriert, etwas distal von ihrem basalen Rande. Auf seinem Wege durch den Prothorax kreuzt er sich mit dem entsprechenden Muskel der anderen Seite und zwar stets so, daß der linke über den rechten hinwegzieht (vergleiche die entsprechenden Verhältnisse des Metathorax).

Die Funktion dieses eigenartigen Muskels besteht offenbar darin, das Bein unter den Leib zu schlagen.

---

[1] Nach der von VOSS (28) vorgenommenen Einteilung der Muskeln in Kategorien müßte I^{15} zu den Transversalmuskeln gerechnet werden. Hierbei ist auffallend, daß bei *Gryllus* ein Musculus ventralis transversus (*vm*) im Abdomen, aber nicht im Thorax vorkommt, also ein umgekehrtes Verhalten herrscht als bei der *Dytiscus*-Larve. Allerdings weist VOSS (29) selber auf die zu seinen abdominalen Transversalmuskeln »ähnlich verlaufenden, lediglich an der Medianlinie absetzenden sternalen (Beinmuskeln) *bm*« hin (S. 694).

Musculus medio-coxalis prothoracis (Adductor coxae) (I_{16}), Fig. 11, 12, 13, 14*a* und *b*, 16.

Ventral von I_5 inseriert an der unpaaren medianen Apophyse jederseits ein flacher Muskel, der gleichlaufend mit I_5 unter diesem, aber dorsal vom Bauchmark herzieht. Neben dem I_{15} der Gegenseite tritt er in die Coxa ein und greift unmittelbar neben diesem Beinmuskel an der hinteren lateralen Coxawand an. Somit haben I_{15} und I_{16} die gleiche Funktion.

b) Mesothorax.

1. Dorsale Muskeln.

Musculus mesonoti internus (II_1), Fig. 11. (Retracteur de l'écusson, Strauss-Dürkheim; Musculus mesonoti, Burmeister und Luks; Musculus mesonoti, Voss; Musculus mesonoti superior und inferior, Bauer.)

Die ganze Breite des Mesonotums bis zur lateralen Verschmälerung des $a + p$-Tergits wird von jederseits vier kräftigen, abgeflachten Muskelbündeln eingenommen, die in der Mediane nur einen schmalen Raum für das Herz zwischen sich freilassen. Sie beginnen am $a + p$-Tergit des Mesonotums, wo sie die Insertionen von I_1, I_2, I_8, I_{11} und $I_{12}c$ berühren, und enden am Vorderrande des Metanotums. Dorsal von diesen vier Bündeln liegen noch mehrere, in der Zahl wechselnde, ganz schwache Muskelbündel, die mit ihrem oralen Ende teilweise im m-Tergit des Mesonotums inserieren; ich vermute, daß I_3a im Prothorax ihnen homolog ist. Die oberen schwachen, wie die unteren starken Bündel sind gleicherweise Levatores metathoracis. Bei der Imago ist diese Muskelgruppe nach Bauer in den Dienst der Flügelbewegung getreten.

Musculus mesonoti externus (II_3), Fig. 12

Diese Gruppe dünner Muskeln entspricht nach Insertion, Verlauf und Funktion genau der Gruppe I_3b im Prothorax; nur ist ihre Länge geringer als dort, entsprechend dem Größenverhältnis beider Segmente zueinander.

Nach Bauers Darstellung fehlt der Imago diese Muskelgruppe, wenn sie nicht die allerdings tiefgreifende Umwandlung in den Musculus levator und depressor elytrae erfahren hat.

2. Ventrale Muskeln.

Die sternale Muskulatur des Mesothorax ist bedeutend stärker als die des Prothorax, wie sie auch im Metathorax noch weiter anwächst.

Wir können Längs- und Diagonalbündel unterscheiden. Die letzteren gehen entweder von der unpaaren Apophyse *I* aus und divergieren nach hinten, oder sie entspringen neben der unpaaren Apophyse *II* und divergieren nach vorn. Hierdurch erhöht sich naturgemäß die Beweglichkeit des Körpers beträchtlich.

Musculus mesosterni *a* (II_4a). Fig. 11, 15 und 16. (Retracteur du corselet, Strauss-Dürkheim; Retractor prothoracis, Burmeister und Luks; Musculus mesosterni, Voss; Musculus retractor prothoracis, Bauer.)

Dieser am weitesten ventral gelegene flache und kräftige Längsmuskel inseriert mit seinen drei Bündeln an der oberen Hälfte des kaudalen Randes von Furca *gI*. Er zieht unter dem Ligamentum transversale hindurch und greift teils an der Furca *gII*, teils an der mit ihr bindegewebig verbundenen »Furcilla« an.

Musculus mesosterni *b* (II_4b), Fig. 11, 15 und 16.

Am weitesten dorsal und lateral liegt ein starkes Bündel, das von Furcilla *I* und von der Verbreiterung des Ligamentum transversale ausgeht und an den entsprechenden Punkten des Mesothorax angreift. II_4a und *b* sind, je nachdem, welcher Körperabschnitt fixiert ist, Depressores metathoracis oder Retractores prothoracis.

Beide Muskelgruppen zusammen entsprechen dem von Bauer als Retractor prothoracis bezeichneten Muskel. Die geringe Beweglichkeit der thorakalen Segmente der Imago läßt die starke Reduktion der so differenzierten Larvenmuskulatur verständlich erscheinen. Wir werden diesem Vorgange noch öfter begegnen.

Musculus mesosterni *c* (II_4c), Fig. 11, 15 und 16.

Ventral von II_4b entspringt an der Furcilla *I* ein breiter, flacher Muskel, der an dem Ligamentum transversale *II* neben der unpaaren Apophyse inseriert. An diesem Punkte berühren sich rechter und linker Muskel in der Mediane.

Seiner Funktion nach ist er ein Rotator prothoracis; bei gleichzeitiger Kontraktion rechts und links und Fixierung des Prothorax wirkt er dagegen als Depressor metathoracis.

Musculus mesosterni *d* (II_4d), Fig. 11, 15 und 16.

Dieser ziemlich schwache Muskel kommt vom kaudalen Rande der unpaaren Apophyse *I* und verläuft kaudalwärts schräg nach außen (dorsal von II_4a und ventral von II_4b und *c*), um an der lateralen Verbreiterung des Ligamentum transversale *II* zu inserieren. Er scheint dem I_4b des Prothorax zu entsprechen.

Funktionell handelt es sich hier um einen Rotator metathoracis.

Beide diagonal verlaufende Muskeln fehlen der Imago.

Die folgenden drei Muskelgruppen sind in Meso- und Metathorax in gleicher Weise vorhanden, fehlen jedoch im Prothorax und gänzlich bei der Imago.

Musculus praefurcalis anterior mesothoracis (II_4e), Fig. 12, 13 und 14 *b*.

An der kaudalen Fläche der Furcilla *I* und medial von ihr an der Intersegmentalhaut inseriert eine Gruppe dünner Muskeln, die über das Stigma *I* hinwegziehen und am lateralen Grunde der Praefurca *II*, also am episternalen Vorderaußenrande der Subcoxa angreifen.

Ihrer Funktion nach sind sie wohl als Depressores bzw. Rotatores prothoracis aufzufassen.

Musculus praefurcalis posterior mesothoracis (II_4f) Fig. 12, 13 und 14 *II a*.

Dieser breite, kräftige Muskel entspringt am dorsalen medialen Rande der kaudalen Fläche von $x\,a$ und inseriert breit in der Intersegmentalhaut *II* dort, wo man nach Analogie mit dem Prothorax die Furcilla sucht. Er dient zur ventralen Einbiegung des Metathorax.

Musculus praefurco-furcalis mesothoracis (II_4g), Fig. 13 und 14 *IIa*.

Die Platte $x\,a$ der Praefurca und die Furca sind durch einen flachen breiten Muskel verbunden, der nur der Befestigung der Apophysen dient. Der Muskel fehlt im Prothorax, wo Praefurca und Furca an ihrer Spitze bindegewebig verbunden sind.

Ein dem I_5 entsprechender Muskel fehlt.

3. Dorsoventrale Muskeln.

Dorsoventralmuskeln, die wie im Prothorax mit dem vorhergehenden Segment in Verbindung treten, fehlen im Mesothorax. Es fehlen also die Homologa von I_{6-8} und $I_{10}a$. Da außerdem im Mesothorax das Acrosternit mit dem Prosternit zu einer einheitlichen Platte verschmolzen ist, fehlt auch ein dem I_9 entsprechender Muskel. Vorhanden sind — aber auch nur teilweise — die an den Apophysen inserierenden segmentalen und intersegmentalen Dorsoventralmuskeln, die wie im Prothorax für die Atmung und Befestigung der Apophysen Bedeutung haben.

Musculus dorsoventralis praefurcae *b* mesothoracis ($II_{10}b$), Fig. 11 und 12.

Ein schmales Muskelbündel entspringt in der vorderen Hälfte des Mesotergits, geht lateral an der Beinmuskulatur vorbei und inseriert an der vorderen Kante der Praefurca.

Musculus dorsoventralis praefurcae *c* mesothoracis ($II_{10}c$), Fig. 11—14 *II b*.

Vom Punkte der Verjüngung des $a + p$-Tergits geht ein mittelkräftiger flacher Muskel zur Praefurca, an deren lateraler Fläche er inseriert. Median sind ihm zwei dünne, isolierte Bündel aufgelagert, die etwas vor ihm an der Praefurca inserieren.

$II_{10}b$ und $II_{10}c$ scheinen den gleichnamigen Muskeln des Prothorax zu entsprechen, obwohl ihre Insertionspunkte etwas verschieden liegen.

Musculus dorsoventralis praefurcae *e* mesothoracis ($II_{10}e$), Fig. 13—14 *II b*.

Während ein dem $I_{10}d$ entsprechender Muskel fehlt, findet sich auch im Mesothorax ein Bündel kleiner Muskeln, die in ihrer Wirkung der Gruppe $I_{10}e$ sehr ähneln, wenngleich ihre Zahl größer ist und ihre Insertion am Mesonotum dorsolateral des Praefurcagipfels gelegen ist.

Musculus dorsoventralis praefurcae *f* mesothoracis ($II_{10}f$), Fig. 13 und 14 *a*.

Wir haben in diesem Muskel den entsprechenden zu $I_{10}f$. Die Insertion an der Praefurca ist die gleiche. Da aber sein Ursprung am Mesonotum mehr kaudal liegt, ist seine Zugwirkung nicht dorsalwärts, sondern schräg rückwärts gerichtet.

Musculus epimeralis mesothoracis ($II_{10}g$), Fig. 13 und 14 *IIb*.

Abweichend vom Prothorax geht vom Mesonotum noch ein mittelkräftiger Muskel aus, der am oberen kaudalen Rande des Epimerum (d. h. der Subcoxa) inseriert. Ihm liegt an seiner vorderen Kante bisweilen noch ein ganz dünnes Bündel auf. Offenbar dient er zur Atmung und zur Remotion der Subcoxa.

Musculus dorsoventralis furcae *a* mesothoracis ($II_{11}a$), Fig. 11 und 12.

An der Spitze der Furca inseriert ein dünner, im Prothorax nicht vorhandener Muskel, der lateral von der Beinmuskulatur am Mesotergit seinen Ursprung nimmt und zur Befestigung der Furca dient.

Musculus dorsoventralis furcae *b* mesothoracis ($II_{11}b$). Fig. 11 und 12.

Dieser Muskel entspricht vollkommen dem I_{11} des Prothorax, nur verläuft er infolge der Zurückbiegung der Furca etwas steiler und ebenso wie im Metathorax zusammen mit 12 *c* lateral von der Haupttrachee (Fig. 10).

Musculus dorsoventralis »furcillae« *b* mesothoracis ($II_{12}b$), Fig. 13.

Von der »Furcilla« gehen mehrere sehr schwache Muskelbündel aus

und inserieren auf der mesothorakalen Fläche der weichen Intersegmentalhaut. Sie dienen zur Regulierung der Falte bei der Bewegung des Thorax.

Wenngleich ich diesen Bündeln eine Bezeichnung gegeben habe, die auf den prothorakalen Muskel $I_{12}b$ hinweist, erscheint es mir doch sehr zweifelhaft, ob diese beiden sich entsprechen. Ein mit $I_{12}a$ zu vergleichender Muskel ist jedenfalls nicht vorhanden.

Musculus dorsoventralis »furcillae« *c* mesothoracis ($II_{12}c$), Fig. 11 und 12.

Ungefähr in der Höhe des $II_{11}b$, aber hinter dem Vorderrande des Mesotergits vom Mesonotum entspringt ein mittelkräftiger seitlichflacher Muskel, der zwischen dem zweiten und dritten Bündel des III_1 hindurchtritt (das Schema auf Taf. VII bringt dies nicht zum Ausdruck) und in der bindegewebigen Verbindung von Furca und »Furcilla« inseriert. Trotz seiner abweichenden Insertionen ist zu vermuten, daß er dem $I_{12}c$ entspricht.

Musculus dorsoventralis »furcillae« *d* mesothoracis ($II_{12}d$) Fig. 12, 13 und 14 *a* und *b*.

Auch dieser einfache Muskel entspricht dem gleichnamigen im Prothorax, obwohl seine ventrale Insertion auf die bindegewebige Verbindung von *y* und *z* gerückt ist. Er wirkt ebenso wie $II_{12}b$.

Bei der Imago finden sich nur zwei Gabelmuskeln: Musculus levator mesothoracis und Musculus furco-lateralis mesothoracis (Bauer). Ersterer ist offenbar dem $II_{12}c$ der Larve homolog, hat aber wohl auch den $II_{11}b$ in sich aufgenommen. Ob dagegen der zweite dem larvalen $II_{10}e$ entspricht, kann ich nicht entscheiden. Für alle übrigen eben besprochenen Dorsoventralmuskeln fehlen bei der Imago die Homologa.

4. Beinmuskeln.

a. Muskeln vom Notum zur Coxa.

Musculus dorsoventralis *a* mesothoracis ($II_{13}a$) (Promotor coxae), Fig. 11 und 12.

Dieser für die Vorwärtsbewegung wichtige Muskel, dem $I_{13}a$ entspricht, ist zweigeteilt. Die Teilstücke sind aber hier im Gegensatz zu $I_{13}b$ ungleich groß: das vordere, zunächst neben $II_{13}b$ herlaufende Bündel ist sehr dünn, während das hintere recht kräftig ist. Die gemeinsame Insertion am vorderen Coxarande liegt kurz vor dem Kondylus.

Der imaginale Musculus flexor coxae mesothoracis *a*, der auch als indirekter Flügelmuskel in Betracht kommt, ist ihm wohl homolog.

Musculus dorsoventralis *b* mesothoracis (Promotor coxae) $II_{13}b$, Fig. 11 und 12.

Am weitesten oralwärts von allen Beinmuskeln inseriert am Mesonotum dieser mittelkräftige Muskel, der aber — im Gegensatz zu dem entsprechenden ($I_{13}b$) im Prothorax — in der weichhäutigen Falte vorwärts medial der Beinhöhle angreift. Bei seiner Kontraktion bewirkt er indirekt eine Vorwärtsbewegung der Coxa gemeinsam mit einem kleinen, vom medialen Vorderrand der Praefurca kommenden, in den Figuren dargestellten, aber nicht weiter bezeichneten Muskel.

Ihm ist bei der Imago der Muskel *b* der Musculi flexores coxae mesothoracis (*f c II b*) von Bauer homolog.

Musculus dorsoventralis *d* mesothoracis (Remotor coxae) ($II_{13}d$), Fig. 11—14 *II b*.

Ein Muskel, der dem prothorakalen $I_{13}c$ entspräche, ist im Mesothorax nicht vorhanden. Dagegen gleicht $II_{13}d$ dem $I_{13}d$ in allen Stücken. Er ist im Mesothorax der einzige dorsoventrale Remotor coxae der Larve, während Bauer bei der Imago vier dorsoventrale »Extensores coxae« unterscheidet, die sich aber zum größten Teile aus dem dreiteiligen $II_{13}d$ der Larve herleiten lassen. Einer von ihnen, der *e c II d*, ist nach Bauer der einzige direkt auf die Elytre wirkende Muskel.

β. Muskeln von den ventralen Apophysen *x* und *y* zur Coxa.

Musculus praefurco-coxalis mesothoracis *a* ($II_{14}a$) (Promotor coxae), Fig. 14 *II a*.

Dieser breit dreieckige Muskel hat seinen Ursprung an der oberen Kante der subcoxalen Apodeme *x a* und am oberen Teile der Vorderkante von *x*. Er deckt fast die ganze vordere mediale Fläche von *x a* und *x* und inseriert am vorderen lateralen Coxarand, dicht vor dem Kondylus. Seine Funktion gleicht der des gleichnamigen Muskels im Prothorax.

Musculus praefurco-coxalis *b* (Promotor coxae) ($II_{14}b$), Fig. 13 und 14 *a*.

Dem vorigen liegen diese flachen Muskeln dicht auf, die von der Spitze der Praefurca kommen und neben $II_{14}a$ an der Coxa inserieren.

Musculus furco-coxalis 1 mesothoracis ($II_{14}c$) (Adductor coxae), Fig. 14 *IIa*.

Von der lateralen ventralen Fläche der Furca kommt ein dünner Muskel, der am medialen Rande der Coxa, aber bereits im weichen Chitin des Rollhügels inseriert.

Offenbar entspricht dieser Muskel dem prothorakalen $I_{14}c$, obwohl beide an verschiedenen Apophysen inserieren. Die Ursache zu

diesem auffälligen Verhalten liegt in der dichten Anlehnung der prothorakalen Praefurca und Furca aneinander, im Gegensatz zur Lage der Apophysen im Meso- und Metathorax.

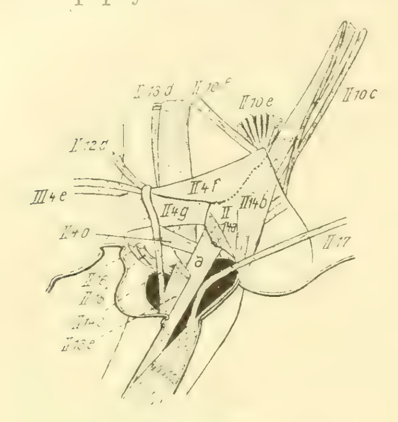


Fig. 14 *IIa*.
Aus Fig. 13 Beinansatz des Mesothorax isoliert. Vergr.: 15.

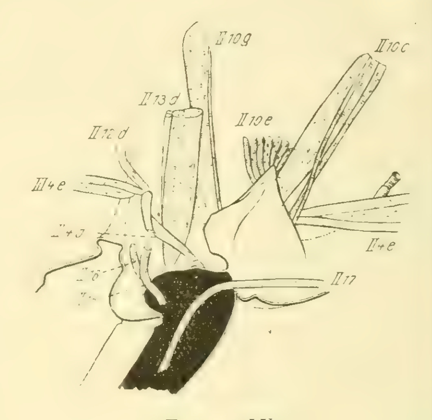


Fig. 14 *IIb*.
Beinansatz des Mesothorax, äußere Muskelschicht freigelegt. Vergr.: 15.

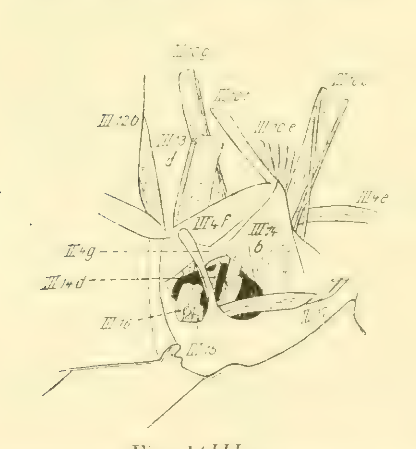


Fig. 14 *IIIa*.
Aus Fig. 13 Beinansatz des Metathorax isoliert. Vergr.: 15.

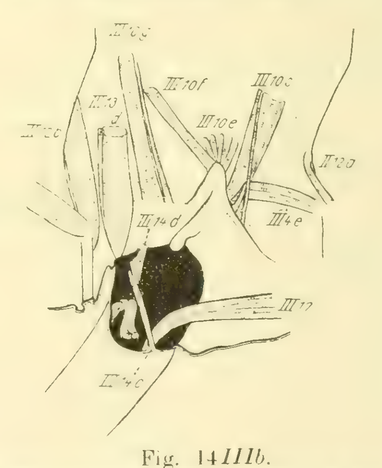


Fig. 14 *IIIb*.
Beinansatz des Metathorax, äußere Muskelschicht freigelegt. Vergr.: 15.

Musculus furco-coxalis 2 mesothoracis (Remotor coxae) ($II_{14}d$), Fig. 14 *II a* und *b*[1].

Ein dem $I_{14}d$ genau entsprechender Muskel fehlt in Meso- und Metathorax. Die hintere, laterale Fläche von $x\ a$ ist also frei von Muskulatur. Dagegen inseriert ein mittelkräftiger Muskel am lateralen Coxarand, kaudalwärts vom Kondylus, und zwar an einem Punkte, der

[1] Auf den beiden Figuren versehentlich als II_4d bezeichnet.

dem Insertionspunkt von $I_{14}d$ entspricht. Sein Ursprung befindet sich an der Furca unterhalb von dem des II_4g. So ist dieser Muskel wie $I_{14}d$ als Remotor coxae aufzufassen.

Bei der Imago beschreibt BAUER nur zwei Muskeln, die von der Sternalapophyse zum Coxarande gehen: der Flexor coxae mesothoracis *c* scheint seiner Insertion nach den larvalen Muskeln $II_{14}a$ und *b* zu entsprechen, die extensores coxae mesothoracis *b* und *e* dem larvalen $II_{14}d$.

γ. Muskeln der »Furcilla« und der beiden unpaaren medianen Apophysen.

Musculus »furcillo«-coxalis mesothoracis (II_{15}) (Adductor coxae), Fig. 11—14 *II b* und 15—16.

Insertion und Wirkung dieses querverlaufenden Muskels sind genau dieselben wie die von I_{15} im Prothorax. Auch die Kreuzung des rechten und linken erfolgt in dem oben beschriebenen Sinne. Seinen Ursprung dagegen hat er an dem mit der Furcilla verbundenen Grunde des transversalen Ligamentes.

Ein homologer Muskel wird von BAUER bei der Imago nicht beschrieben. Dasselbe gilt von den beiden folgenden:

Musculus medio-coxalis posterior mesothoracis (Adductor coxae) (II_{16}), Fig. 12, 14 *II a* und *b*.

Auch dieser schwächliche Muskel gleicht in allen Stücken dem Musculus medio-coxalis des Prothorax (I_{16}).

Musculus medio-coxalis anterior mesothoracis (Promotor et adductor coxae) (II_{17}), Fig. 11, 12, 14 *II a* und *b*, 15 und 16.

Von der zwischen Pro- und Mesothorax gelegenen unpaaren Apophyse geht ebenfalls ein Beinmuskel aus: er entspringt ventral von II_4d, greift durch die Längskommissur zwischen I. und II. Thorakalganglion und tritt ventral von II_4a in die Coxa ein. Dort inseriert er am Ende ihres oberen Drittels an der Vorderaußenwand.

Durch seine Kontraktion wird das Bein gleichzeitig vorwärts bewegt und unter den Leib geschlagen.

c) Metathorax.

1. Dorsale Muskeln.

Musculus metanoti internus (III_1), Fig. 11. (L'abaisseur de l'aile, STRAUSS-DÜRKHEIM; Musculus metanoti, BURMEISTER und LUKS; Musculus metanoti, VOSS; Musculus metathoracis medianus, BAUER.)

Dieser breite Muskel, der aus vier starken Bündeln und mehreren schwachen, dorsal von diesen liegenden besteht, gleicht durchaus dem II_1. An dessen kaudale Insertion stoßen seine zwei medialen Bündel

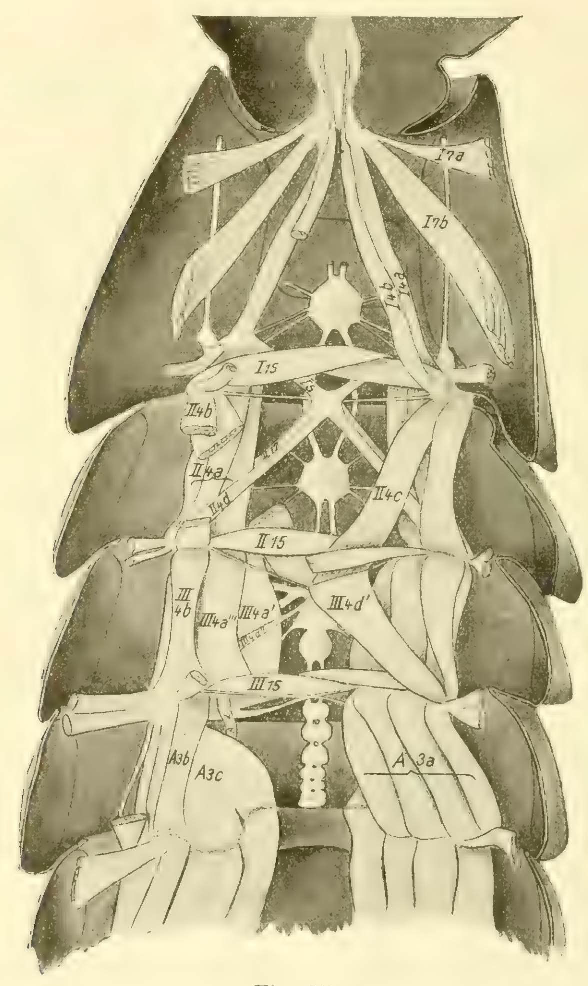


Fig. 15.

Ventralmuskulatur im Thorax u. Abdominalsegment 1. Larve durch einen Frontalschnitt geöffnet. Vergr.: 15.

an, während die beiden mehr lateral gelegenen neben $II_{11}b$ inserieren. Er ist ein Levator abdominis.

Bei der I m a g o wirkt dieser nur auf ein Bündel reduzierter Muskeln »durch Emporwölbung der Rückendecke als Flügelsenker« (Bauer, S. 615).

Musculus metanoti externus (III_3), Fig. 11 und 12. (Le prétracteur de l'aile, Strauss-Dürkheim; Musculus lateralis metanoti, Burmeister und Luks; Musculus lateralis metathoracis posterior, Bauer.)

Diese Muskelgruppe gleicht in Zahl, Ursprung, Verlauf und Ansatz vollkommen dem Musculus mesonoti externus.

Ob tatsächlich zwischen ihm und dem angeführten Käfermuskel eine Beziehung besteht, kann ich nicht entscheiden.

2. Ventrale Muskeln.

Die ventrale Längsmuskulatur des Metathorax ist kräftiger als die des Mesothorax und bildet den Übergang von der thorakalen zur abdominalen Muskulatur. Es sind zwar auch Längs- und Diagonalmuskeln vorhanden; aber in Verbindung damit, daß sich nur am Vorderrand, nicht auch am Hinterrand des Metasternums eine unpaare Apophyse befindet, erhält das Bild der Muskulatur ein besonderes Gepräge. Die verschiedenen Bündel dienen teils der ventralen Einkrümmung, teils seitlicher Verbiegung des Körpers, wie sich aus ihrem Verlauf ohne weiteres ergibt.

Musculus metasterni *a* (III_4a), Fig. 11, 15 und 16. (?Le prétracteur de l'apophyse épisternale postérieure, Strauss-Dürkheim; Retractor mesothoracis inferior, Luks; Musculus metasterni, Voss; Musculus retractor mesothoracis, Bauer.)

Der entsprechende Muskel im Mesothorax II_4a besteht aus drei Bündeln, während III_4a im Metathorax vier Gruppen bildet.

Die am weitesten ventral und medial gelegene Gruppe (III_4a') inseriert hinten an der beide Gabeln (*g III*) verbindenden »Rippe«, und zwar anschließend an die Basis der Furca; die vordere Insertion ist an der »Furcilla« *II*. Der Verlauf dieses äußerst kräftigen, bisweilen zweiteiligen Muskels ist also von vorn außen etwas schräg nach hinten innen gerichtet. Dieses Verhalten verstärkt sich noch im Abdomen, wo wir denselben Muskel wiederfinden werden. Ihm ist seitlich eine Gruppe von drei bis vier erheblich schwächeren Muskeln (III_4a'') aufgelagert, die zwischen »Furcilla« *II* und Furca *III* ausgespannt sind.

Die eben besprochene Gruppe und noch die laterale Hälfte von III_4a' wird von zwei kräftigen Bündeln (III_4a''') verdeckt, die von Furca *II* und »Furcilla« *II* ausgehen und an Furca *III* und »Furcilla« *III* inserieren.

Musculus metasterni b (III_4b). Fig. 11 und 15.

Dieser am weitesten dorsal und lateral gelegene ventrale Längsmuskel entspricht durchaus dem mesothorakalen II_4b.

Musculus metasterni d (III_4d), Fig. 11, 15 und 16.

Infolge des Mangels einer unpaaren Apophyse im Metathorax

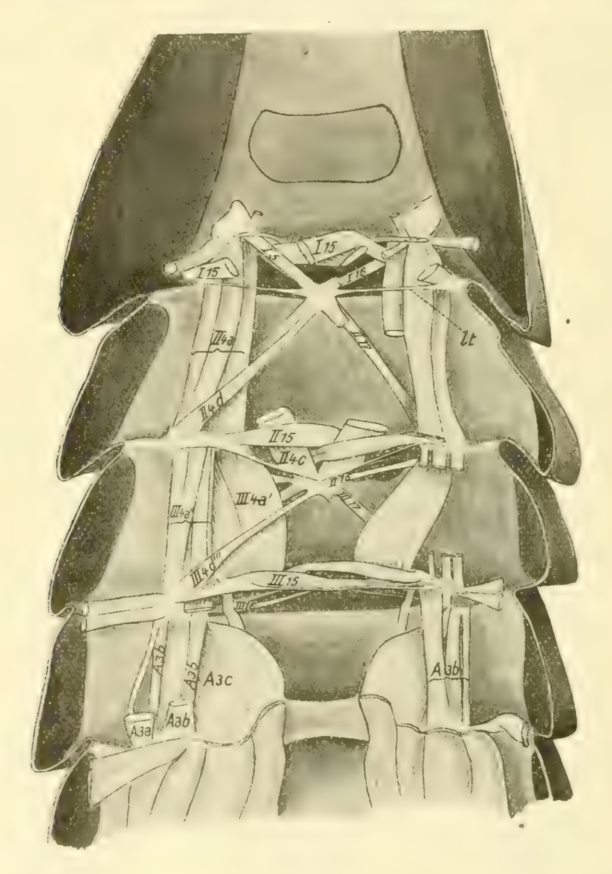


Fig. 16.

Wie Fig. 15. Die innerste Muskellage entfernt. Vergr.: 15.

fehlt ein Muskel, der dem mesothorakalen II_4c entspräche; dagegen sehen wir eine Verdoppelung des Muskels, der mit II_4d sich vergleichen läßt.

Der mehr dorsal gelegene (III_4d') dieser beiden Muskeln ist außerordentlich kräftig und hat eine, zu dem gleichseitigen II_4c spiegelbildliche Gestalt. Er inseriert breit an dem Ligamentum transversale II, dicht an der Mediane, verjüngt sich bei seiner Überquerung der übrigen Ventralmuskeln und inseriert an der »Furcilla« III.

Unvergleichlich viel schwächer ist III_4d'', der ventral von III_4d' an der mesothorakalen unpaaren Apophyse entspringt und an Furca *III* und »Furcilla« *III* angreift, nachdem er zwischen III_4a' und a'' einerseits und III_4a''' andererseits hindurchgezogen ist.

Bei der Imago ist eine so weitgehende Reduktion der Ventralmuskulatur eingetreten, daß ein Vergleich mit der Larve im einzelnen aussichtslos ist.

Musculus praefurcalis anterior metathoracis (III_4e), Fig. 12, 13, 14 *III a* und *b*.

Obwohl die Insertion dieses von der »Furcilla« *II* kommenden Muskels von der Praefurca *III* in die pleurale Region abgerückt ist, habe ich den Namen des entsprechenden mesothorakalen Muskels beibehalten. Beide sind zweifellos homolog und auch in ihrer Wirkung sich annähernd gleich.

Musculus praefurcalis posterior metathoracis (III_4f), Fig. 12, 13, 14 *III a*.

Er stimmt mit dem entsprechenden Muskel II_4f im Mesothorax in allen Stücken überein.

Musculus praefurco-furcalis metathoracis (III_4g), Fig. 14 *III a*.

Mit Ausnahme der etwas geringeren Stärke gleicht auch dieser Muskel dem gleichnamigen im Mesothorax.

Wie dort, so fehlt auch hier ein dem I_5 entsprechender Muskel.

3. Dorsoventralmuskeln. Fig. 11, 12, 13, 14 *III a* und *b*.

Die Dorsoventralmuskeln des Metathorax entsprechen so genau denen des Mesothorax, daß eine Beschreibung nicht mehr nötig ist. Sie tragen in den Figuren die Bezeichnungen: $III_{10}b$, $III_{10}c$, $III_{10}e$, $III_{10}f$, $III_{10}g$, $III_{11}a$, $III_{11}b$, $III_{12}b$, $III_{12}c$. Nur für den im Mesothorax mit $II_{12}d$ bezeichneten Muskel findet man im Metathorax keinen entsprechenden.

Bei der Imago beschreibt BAUER zwei Musculi furco-dorsales metathoracis, die mit einiger Sicherheit für die Homologa der larvalen Muskeln $III_{11}b$ und $III_{12}c$ gehalten werden können. Sein Musculus exspirator metathoracis ist möglicherweise mit $III_{10}g$ homolog. Außer diesen beiden und dem schon besprochenen Musculus retractor mesothoracis sind alle übrigen von BAUER »Eigenmuskulatur des Metathorax« genannten Muskeln metamorphosierte Beinmuskeln.

4. Beinmuskulatur. Fig. 11, 12, 13, 14 *III a* und *b*.

Was von den Dorsoventralmuskeln gesagt ist, gilt auch fast durchgehend von den Beinmuskeln, und zwar sowohl von denen, die ihren Ursprung am Notum, wie von denen, die ihn an den Apophysen haben. Geringe Richtungsunterschiede gegen die mesothorakalen Muskeln gehen mit genügender Deutlichkeit aus den Figuren hervor, in denen folgende Abkürzungen angewandt werden: $III_{13}a$, *b*, *d*, *e*, $III_{14}a$, *b*, *c*, *d*, III_{15}, III_{16}, III_{17}.

Nur zwei kleinere Abweichungen sind vorhanden: der Musculus medio-coxalis anterior metathoracis (III_{17}) besteht hier aus zwei Bündeln (im Mesothorax nur aus einem), und der Musculus medio-coxalis posterior (III_{16}) kommt — da ja die unpaare Apopyhse im Metathorax fehlt — von dem Mittelpunkt des Ligamentum transversale.

Bei der Imago beschreibt Bauer unter der Eigenmuskulatur des Metathorax drei Muskeln: Musculus furco-lateralis, furco-coxalis und und coxo-lateralis. Bei der vollständigen Verschmelzung der metathorakalen Coxen mit dem Sternum ist es schwer, diese offenbar ursprünglichen Beinmuskeln zu der Larvenmuskulatur in Beziehung zu bringen. Ebenso halte ich, wie es auch Bauer schon tut, die Flügelheber Musculus lateralis metathoracis medius und coxo-dorsalis metathoracis für ursprüngliche Beinmuskeln; desgleichen die weiteren Flügelmuskeln Musculus extensor alae und Musculus relaxator extensoris, ohne im einzelnen angeben zu können, mit welchen Larvenmuskeln sie wohl in Zusammenhang stehen.

d) Extremitäten.

Nachdem die Coxamuskulatur bereits bei den drei Thoraxsegmenten behandelt ist, müssen noch die in den Beinen selbst liegenden Muskeln besprochen werden (vgl. S. 456).

Zur Erklärung der angewandten Bezeichnungen »dorsal« und »ventral« bemerke ich, daß ich mir die distalen Beinabschnitte bei senkrecht hängender Coxa horizontal ausgestreckt denke.

1. Muskeln in der Coxa.

Die Depressoren des Trochanters, die außer in der Coxa teilweise in der Subcoxa und am Tergum inserieren, sollen hier gemeinsam besprochen werden.

Musculus extensor trochanteris maior (*a*), Fig. 17. (L'extenseur du trochanter, Strauss-Dürkheim; Extensor trochanteris,

BURMEISTER und LUKS; Depressor trochanteris, BÖRNER; Musculus depressor trochanteris, VOSS; Musculus extensor trochanteris, BAUER.)

Dieser äußerst kräftige und für die Schwimmbewegung wichtige Muskel kommt von der Platte $x\,a$ der Subcoxa und inseriert am ventralen Fortsatz des Trochanters. Aus dem S. 425 erwähnten Grunde habe ich die BAUERsche Bezeichnung der Trochantermuskeln beibehalten, obwohl diejenige von BÖRNER (6) und VOSS (27) ganz entschieden sinngemäßer ist.

Musculus extensor trochanteris minor (*b*), Fig. 17. (Extenseur du trochanter, STRAUSS-DÜRKHEIM; Strecker des Trochanters innerhalb der Hüfte, BURMEISTER; Musculus depressor trochanteris, VOSS; Musculus extensor trochanteris, BAUER.)

Er inseriert mit dem vorigen und dem folgenden Muskel gemeinsam mittels einer kräftigen Sehne am Trochanter. Die Ursprungspunkte seiner ihn bildenden Bündel liegen an der medialen und vorderen Innenfläche der Coxa.

Musculus extensor longus trochanteris (II und $III_{13}e$) (Depressor trochanteris, BÖRNER.) (Fig. 11—14, 17.)

Im Meso- und Metathorax hat ein Trochantermuskel sich bis zum Notum ausgewachsen. Dies ist nach BÖRNER (6) durchaus keine Seltenheit. Auffallend ist nur, daß im Prothorax ein entsprechender Muskel fehlt. Seiner ganzen Lage nach ähnelt ihm dort sehr der als $I_{13}e$ bezeichnete Remotor coxae. Daher wählte ich für beide in ihrer Wirkung so verschiedene Muskeln zunächst dieselbe Abkürzung, die ich aus technischen Gründen auch in der Folge beibehalten habe.

Alle drei Depressoren des Trochanters werden dadurch, daß sie die Streckung des auf die Coxa folgenden Beinabschnittes bewirken, zu den wichtigsten Muskeln für die Schwimmbewegung.

Musculus flexor trochanteris maior (*c*) (Fig. 17). (Fléchisseur du trochanter, STRAUSS-DÜRKHEIM; Beuger des Trochanters innerhalb der Hüfte, BURMEISTER; Levator trochanteris, BÖRNER; Musculus elevator trochanteris, VOSS; Musculus flexor trochanteris maior, BAUER.)

Er verläuft längs der lateralen Wand der Coxa, wo sein Ursprung sich unweit des Coxakondylus befindet, und inseriert am kaudalen Teil des lateralen Trochanterrandes. Er und der folgende Muskel sind die Antagonisten der beiden Extensoren.

Musculus flexor trochanteris minor (*d*) (Fig. 17). Musculus flexor trochanteris minor, BAUER.)

Neben dem vorigen am Trochanter, aber mehr oral inseriert dieser aus vielen Bündeln bestehende Muskel, der auf der Vorderfläche der Coxa entspringt.

2. Muskeln im Trochanter.

Der Trochanter zerfällt durch eine Einschnürung in einen proximalen und einen distalen Teil. VERHOEFF (25) ließ bei den Hexapoden nur den proximalen Teil als ein dem Chilopodentrochanter homologes Glied gelten und nannte den distalen Abschnitt Präfemur, wogegen sich BÖRNER (7), dem ich schon früher (24b) zustimmte, entschieden gewandt hat.

Es findet sich im Trochanter nur ein Muskel, und zwar in seinem größeren, dem distalen Teil.

Musculus rotator femoris (*e*). (Musculus rotator femoris, DAHL [11] und BAUER; Musculus remotor femoris, BÖRNER.) Fig. 17.

Dieser kurze flache aber kräftige Muskel entspringt in der Medianebene des Beines an der ventralen Wölbung des distalen Trochanterabschnittes und inseriert am hinteren proximalen Rande des Femurs. Da die Syndesis zwischen Trochanter und Femur auf der Beinvorderseite liegt, so wird durch die Kontraktion dieses Muskels die Oberseite des Femurs nach hinten gerollt. Die Bewegung ist also eine Supination. Weil aber die Tibia immer in einem Winkel zum Femur steht, resultiert durch diese Drehung gleichzeitig eine Vorwärtsbewegung der auf das Femur folgenden Beinglieder.

Die Bewegung wird allein durch die Elastizität des Chitins rückgängig gemacht.

3. Muskeln im Femur.

Die Tibia wird in dem phylogenetisch alten, dikondylischen Kniegelenk durch zwei antagonistische Muskeln bewegt.

Musculus extensor tibiae (*f*). (Extenseur de la jambe, STRAUSS-DÜRKHEIM; Strecker, BURMEISTER; Musculus extensor tibiae, BAUER.) (Fig. 17).

Es ist ein ganz einfacher, schwacher Muskel, der von der hinteren Fläche des Femurs ungefähr in seiner Mitte entspringt und am basalen Rande der Tibia inseriert.

Musculus flexor tibiae (*g*). (Fléchisseur de la jambe, STRAUSS-DÜRKHEIM; Beuger, BURMEISTER; Musculus flexor tibiae, BAUER.) (Fig. 17.)

Stärker als der Extensor ist der mehrteilige Flexor, der neben ihm, aber mehr ventral entspringt und am ventralen Rande der Tibia inseriert. Er beugt die durch den Extensor gehobene Tibia.

4. Muskeln in der Tibia.

Der eingliedrige Tarsus kann in dem monokondylischen Tibiotarsalgelenk aktiv nur gebeugt werden. Die Tätigkeit des fehlenden Extensors wird durch die Elastizität der dorsalen Verbindung von Tibia und Tarsus ersetzt.

Musculus flexor tarsalis (h). (Fléchisseur du tarse, STRAUSS-DÜRKHEIM; Beuger des Fußes, BURMEISTER; Musculus flexor tarsalis, BAUER.) (Fig. 17.)

Er entspringt in der Mitte der Tibia an ihrer hinteren Fläche und inseriert am ventralen Rande des Tarsus.

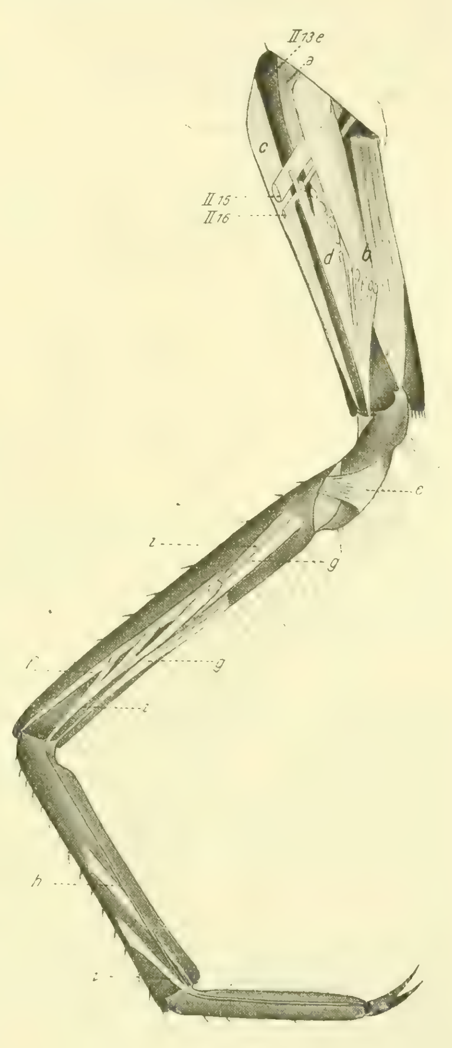


Fig. 17.
Rechte mittlere Extremität von vorne geöffnet.
Vergr.: 18.

5. Muskeln in Femur und Tibia zugleich.

Musculus flexor unguium (i). (Fléchisseur des crochets, STRAUSS-DÜRKHEIM; Flexor unguium, BURMEISTER; Musculus flexor unguium, BAUER.) (Fig. 17.)

Die beiden Krallen werden gemeinsam gebeugt durch mehrere Muskeln, die sich an eine lange Sehne ansetzen. Im Femur sind es mehrere Bündel, die zumeist auf der vorderen Fläche des Gliedes ent-

springen und sich zu einer Sehne vereinigen. Während sich in der Tibia noch ein auf ihrer hinteren Fläche entspringender Muskel an dieselbe Sehne ansetzt, ist der Tarsus vollkommen frei von Muskulatur. Die Streckung der Krallen erfolgt rein automatisch durch das Chitin am monokondylischen Krallengelenk.

Ein Vergleich mit den imaginalen Beinmuskeln ergibt folgendes:

α. In der Coxa:

1. Prothorax. Der imaginale Extensor trochanteris prothoracis entspricht dem bei der Larve nur im Meso- und Metathorax vorhandenen II bzw. $III_{13}e$, der imaginale Extensor trochanteris minor dem gleichnamigen larvalen Muskel. Die beiden Flexoren sind bei Imago und Larve homolog.

2. Mesothorax. Dem larvalen $II_{13}e$ entsprechen bei der Imago die Musculi extensores trochanteris mesothoracis *a*. Die Flexoren sind auch hier bei Imago und Larve gleich.

3. Metathorax. Die imaginalen Extensoren entsprechen alle bis auf einen dem extensor trochanteris maior der Larve. Dieser eine Extensor trochanteris inferior ist dem larvalen Extensor trochanteris minor homolog. Ein dem $III_{13}e$ der Larve entsprechender Muskel scheint der Imago zu fehlen. Die drei Flexoren der Imago entsprechen den beiden der Larve.

β. Im Trochanter:

Da beim Käfer der proximale Teil des Trochanters fast völlig verschwunden ist, füllt hier der Rotator femoris scheinbar den ganzen Trochanter aus. Auch in der Artikulation des Trochanters mit dem Femur zeigen sich Unterschiede. Im ganzen aber sind hier die Muskeln von Imago und Larve einander gleichzusetzen.

γ. Im Femur:

Wie die Larve, so besitzt auch der Käfer einen Extensor und einen Flexor tibiae. Bei ihm sind sie jedoch kräftiger entsprechend der größeren an sie gestellten Ansprüche, namentlich sind ihre Insertionen im Femur weiter ausgedehnt.

δ. In der Tibia:

Auch der Käfer hat nur einen Flexor tarsalis, von dem das Gleiche gilt wie von den beiden eben besprochenen Muskeln. Ein Antagonist fehlt.

ε. In Femur und Tibia:

Der Flexor unguium des Käfers entspricht bis auf seine größere Stärke dem Krallenmuskel der Larve. Auch dort bleibt der — in diesem Falle fünfgliedrige — Tarsus frei von Muskulatur.

III. Abdomen (Fig. 11—13, 15—21, Taf. VII).

Die Muskulatur der acht ausgebildeten abdominalen Segmente zeigt im großen ganzen recht ursprüngliche Verhältnisse. Die Segmente 1—6 sind auch unter sich fast gleich, wenn man von Größenunterschieden (s. Blunck [5]) absieht. Da das 1. und 7. Segment den Anschluß an den Thorax bzw. an das 8. Segment vermittelt, ist mit Recht zu erwarten, daß diese beiden nicht ganz den zwischen ihnen liegenden gleichen. Das röhrenförmige 8. Segment zeigt beträchtliche Abweichungen, die durch das Vorhandensein der Pseudocerci, des Anus und des unbeweglichen, rudimentären 9. Segments hervorgerufen werden. Reste der rudimentären Extremität, die sich am 1. Abdominalsegment des Embryos befindet (Korschelt [19]), ließen sich bei der Präparation nicht mehr nachweisen.

a) 1.—7. Abdominalsegment.

1. Dorsale Muskulatur.

(Prétracteurs supérieurs des segments, Strauss-Dürkheim; Musculi dorsales abdominis, Burmeister, Voss und Bauer[1].)

Musculus dorsalis abdominis internus (A_1). Fig. 11.

Wie im Meso- und Metathorax besteht dieser intersegmentale Längsmuskel aus vier breiten, kräftigen Bündeln, die von mehreren kürzeren und schwächeren dorsal überlagert werden. Diese letzteren nehmen im 7. Segment ihren Ursprung im letzten Drittel des Notums, während in den andern Segmenten der Übergang hierzu von den Verhältnissen des Metathoraxs vermittelt wird.

Die Kontraktion dieser Dorsalmuskeln biegt das Abdomen nach oben, verleiht damit der Larve ihre charakteristische, fragezeichenförmige Haltung und ermöglicht ihr die energischen Schwimmbewegungen.

Auch bei der Imago finden wir die dorsalen Längsmuskeln in flachen Bändern zwischen den Rückenschienen ausgespannt. Allerdings

[1] Bauer gibt den Muskeln des 1. Segments nebenher noch die Bezeichnung: Musculi conjugentes metaphragmo-abdominis und schließt sich damit Burmeister an, der ebenfalls die Dorsalmuskeln des 1. Segments als conjugentes von den übrigen trennt.

rücken die Ursprungspunkte der lateralen Bündel vom 2. Segment an immer mehr kaudalwärts, so daß ich vermute, die folgenden larvalen Muskeln sind in diesen mit aufgegangen.

Musculus dorsalis abdominis externus (A_2). Fig. 11 und 12. Auch dieser, aus drei bis fünf isolierten Bündeln bestehende Muskel entspricht durchaus den Musculi externi pro-, meso- und metanoti (I_3, II_3 und III_3). Er bewirkt eine Drehung des folgenden Segments.

2. Ventrale Muskulatur.

Antagonistisch zur Dorsalmuskulatur wirkt die noch erheblich kräftigere Ventralmuskulatur. Ihre starke Ausbildung steht in Zusammenhang mit ihrem Gebrauch bei zwei wichtigen Gelegenheiten:

Will die Larve sich auf ein vorüberschwimmendes oder -kriechendes Beutetier stürzen, so krümmt sie zunächst mit Hilfe von A_1 das Abdomen stark aufwärts. Dann kontrahiert sie plötzlich die gesamte Ventralmuskulatur sehr energisch und schnellt sich so sprungartig auf ihr Opfer. Andererseits ist der Larve die starke Ventralmuskulatur für schnelle Flucht unentbehrlich. Während sie gewöhnlich durch gangartige Beinbewegungen schwimmt oder »paddelt« (Blunck[5]), genügt diese gemächliche Fortbewegungsart nicht für die Flucht. Da schlängelt das Tier sich außerordentlich schnell mit vertikalen Schwingungen des ganzen Leibes durch das Wasser, wobei die Hauptenergie der Bewegung in der ventralen Einkrümmung liegt. Übrigens wird diese Schwimmbewegung bisweilen auch von alten, schweren Larven angewandt, um die Wasseroberfläche zu erreichen.

Musculi ventrales abdominis *a* (A_3a). Fig. 11, 15 und 19. Aus vier starken, ungefähr parallel laufenden Bündeln besteht diese innerste Muskelgruppe. Ihr mediales Bündel kommt von *VR* und *a* der einen Segmentgrenze (vgl. Fig. 4) und inseriert auf der Leiste *b* des folgenden Segments. Das laterale Bündel inseriert mit beiden Enden am Außenwinkel der in Frage kommenden Sterna. Die beiden mittleren ziehen von Vorderrand zu Vorderrand, wobei sie teilweise das laterale und mediale Bündel überlagern.

Im 1. Segment liegt die vordere Insertion an der »Furcilla« *III*, Furca *III* und an der beide Furcae verbindenden Rippe. Im Metathorax entspricht ihm III_4a''' und III_4b.

Musculi ventrales abdominis *b* (A_3b). Fig. 15, 16 und 19. Unter den beiden mittleren Bündeln der vorhergehenden Gruppe liegen drei erheblich schwächere, flache Muskeln, die vom Vorderrand und teilweise vom Hinterrand der einen Segmentfalte bis zum Vorder-

rand der folgenden sich erstrecken. Der am weitesten lateral gelegene von ihnen überlagert mit seinem kaudalen Ende teilweise das laterale Bündel von A_3a.

Im 1. Segment finden sich vier derartige Bündel, von denen die zwei medialen jeder Seite sich decken. Während das obere von diesen beiden an der Furca *III* inseriert, kommt das untere vom Vorderrand des 1. Abdominalsternits. Im 7. Segment laufen die Muskeln mit Zwischenräumen nebeneinander her, so daß sie zusammen fast dieselbe Breite besitzen wie A_3a.

Die homologe Gruppe im Metathorax ist III_4a''.

Musculus ventralis abdominis *c* (A_3c). Fig. 15, 16, 19.

Von allen Ventralmuskeln ist dieser, nur aus einem flachen Bündel bestehende, der breiteste und kräftigste. Er kommt vom Außenwinkel des einen Sternums, durchläuft das Segment, sich fortgesetzt verbreiternd, und ventral von allen vorher besprochenen Muskeln. Seine kaudale Insertion liegt am Vorderrand und an der Leiste *a* (Fig. 4) des folgenden Segments. Im 7. Segment fehlt dieser Muskel, der für die Drehung der Abdominalsegmente von Bedeutung ist.

Seiner Gestalt und Richtung nach entspricht ihm im Metathorax der Muskel III_4a'. Allerdings liegt dort die kaudale Insertion an der Rippe, die beide Furcae verbindet. Handelt es sich hier wirklich um einen homologen Muskel, so hat er entweder seine kaudale Insertion gewechselt, oder aber der von Berlese (3) als Metasternit bezeichnete Teil der thorakalen Sterna ist in Wirklichkeit das mit diesen Segmenten verschmolzene Acrosternit des jedesmal folgenden. Damit würde auch gut übereinstimmen die vom 6. Segment an oralwärts immer stärker werdende Ausbildung der »intersegmentalen« Falte und das scheinbare Fehlen einer solchen zwischen Metathorax und 1. Abdominalsegment. Gegen diese Annahme spricht das Vorhandensein der unpaaren Sternalapophysen, die doch wahrscheinlich als intersegmentale Bildungen aufzufassen sind. Ich bin daher von der Bezeichnung Berleses nicht abgewichen, da ein endgültiger Beweis nur entwicklungsgeschichtlich wird geführt werden können.

Musculus ventralis abdominis *d* (A_3d). Fig. 15 und 16.

Noch ventral von A_3c verlaufen im 1.—6. Segment einige der Zahl nach wechselnde dünne Muskelbündel vom Hinterrande einer Falte bis zum Vorderrande der nächstfolgenden. Ein Muskel des 1. Segments kommt vom Grunde der Furca *III*. Oft fehlen diese Bündel ganz.

Musculus ventralis abdominis lateralis (A_3e). Fig. 12 und 13.

Dieser aus zwei Bündeln bestehende Muskel entspricht nach

Ursprung, Verlauf und Insertion dem metathorakalen III_4e. Er wirkt ebenso wie die bereits besprochenen Ventralmuskeln als Depressor abdominis, nur ist seine Wirksamkeit mehr auf die seitlichen Körperregionen gerichtet. Merkwürdigerweise findet er sich nur im 1. und 2. Segment.

Bei der Imago scheint ein homologer Muskel zu fehlen.

Musculus tracheae (A_4). Fig. 11, 12, 13, 18.

Lateral neben dem vorigen entspringt in jedem der ersten 7 Segmente ein dünnes Band und inseriert mit geringer Verbreiterung an der Übergangsstelle von Stigmengrube und Trachee (Fig. 18), dort,

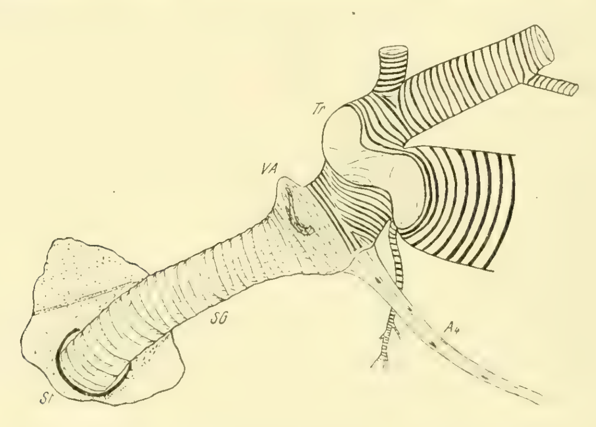


Fig. 18.

Stigma. Stigmengrube, Trachee und Tracheenmuskel im 1. Abdominalsegment. (Linke Körperseite.) Von innen gesehen. Vergr.: 65.

wo der von Alt und Blunck eingehend beschriebene Verschlußapparat sich befindet. Offenbar ist dies höchstens schwach kontraktile, nur der Befestigung der Trachee dienende Band (ohne Querstreifung) einem Stigmenmuskel anderer Insektenordnungen homolog[1]. Alt (1) beschreibt den Muskel nicht, obwohl man aus ihm eine weitere Stütze für die Ansicht gewinnt, daß die Stigmengrube (Stigmenhals) tatsächlich kein Stück der eigentlichen Trachee ist.

[1] So beschreibt Voss (28) einen »langen sternal-pleuralen Flankenmuskel des Stigmas (Musculus lateralis stigmaticus)« mit dem sich A_4 wohl vergleichen ließe.

Ferner ist auch Voss (27) der Ansicht, daß wirklich funktionsunfähige Muskeln sich nicht als sogenannte rudimentäre Organe erhalten können. Und so hat der bestenfalls schwach kontraktile A_4 möglicherweise bei der Häutung der Tracheen eine große Aufgabe zu erfüllen, indem er die Stigmengrube in ihrer normalen Lage erhält.

Im Thorax ist der Muskel so dünn, daß man ihn nur mit stärkerer Vergrößerung und bei vorsichtiger Präparation feststellen kann.

Bauer beschreibt bei der Imago im 2. Segment einen Musculus ventralis abdominis lateralis (*v a l*), im 4.—6. Segment Musculi ventrales abdominis interni (*v a i*), medii (*v a m*) und externi (*v a e*). Bis auf *v a i* sind alle Bündel ziemlich schwach — eine Folge der geringen Beweglichkeit des imaginalen Abdomens. Die Gruppe *v a i* scheint dem larvalen A_3c homolog zu sein, während *v a l*, *v a m* und *v a e* wohl aus A_3b hervorgegangen sind.

3. Dorsoventralmuskeln.

Wie im Thorax, so dient auch im Abdomen die Dorsoventralmuskulatur daduch der Atmung, daß sie den Körper abflacht. Während bei den Wirbeltieren vornehmlich die Einatmung durch Muskelarbeit erreicht, die Ausatmung dagegen durch die Rückkehr elastischer Teile bewirkt wird, arbeitet der Atemmechanismus der luftatmenden Insekten, also auch der *Dytiscus*-Larve gerade umgekehrt. Bei der in der bekannten Weise am Wasserspiegel hängenden Larve kann man leicht die Atmung beobachten; in wechselnden Zwischenräumen plattet sich der Körper ruckartig etwas ab — die verbrauchte Luft wird ausgestoßen — und dehnt sich langsam wieder zum Normalumfang aus — neue Luft wird eingesaugt. Selbstredend muß bei der Kontraktion der Dorsoventralmuskeln die dorsale und ventrale Längsmuskulatur gegenhalten, da sonst der Körper fernrohrartig ausgezogen würde, ohne einen nennenswerten Druck auf die Tracheen auszuüben. Aus dieser vielseitigen Muskeltätigkeit resultiert bei der Atmung eine leichte Schaukelbewegung, die dem Beobachter zunächst auffällt.

Musculus dorsoventralis abdominis *a* (A_5a). Fig. 11, 15, 16, 19.

Am Außenwinkel und Vorderrand der »intersegmentalen« Falte inserieren zwei Muskeln mit gemeinsamer Fläche, die vom Notum in einer solchen Drehung herablaufen, daß der schwächere A_5a', am $a + p$-Tergit entspringende, ventral am weitesten außen inseriert, wogegen der stärkere A_5a'', in der Nähe des Vorderrandes vom Mesotergit entspringende, ventral mehr nach innen ansetzt. Bei ihrem Verlauf treten sie zwischen dem zweiten und dritten Bündel von A_1 hindurch.

Im 7. Segment ist der Muskel fadenförmig und offenbar nur von geringer Bedeutung. Im 1. Segment wird er durch die vom Metathorax herübereichenden $III_{11}b$ und $III_{12}c$ ersetzt, die ziemlich sicher dem abdominalen A_5a gleichzusetzen sind. Auch dies könnte für die S. 479

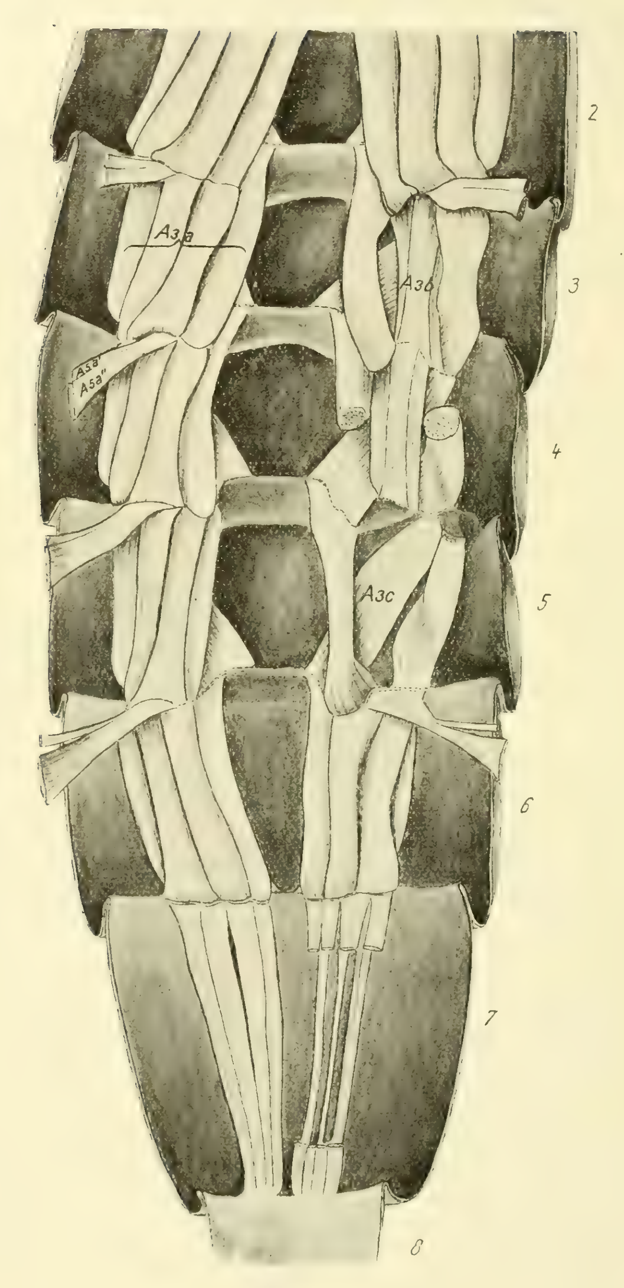


Fig. 19.
Ventralmuskulatur der Abdominalsegmente 2—7. Rechts in den Segmenten 3—5 verschiedene Muskeln der innersten Lage entfernt. Vergr.: 15.

geäußerte Ansicht von der Segmentierung der Larve geltend gemacht werden.

Musculus dorsoventralis abdominis *b* (A_5b). Fig. 11—13. Eine dichtgedrängte Gruppe parallel verlaufender, gleichlanger und dünner Muskeln kommt von dem unteren Drittel des Notums, geht medial am Stigma und A_3e vorbei zum Sternum, an dessen lateralem Rande sie inseriert. Man findet diesen und den folgenden typischen Atemmuskel in den Segmenten 1—6.

Musculus dorsoventralis abdominis *c* (A_5c). Fig. 12 und 13. Mehr kaudal am lateralen Rande der Sternite inseriert eine der vorigen ähnliche aber bedeutend kürzere und schwächere Muskelgruppe. Ihr Ursprung befindet sich etwas ventral vom Hinterwinkel des Notums, also in pleuralem Gebiete.

Musculus dorsoventralis abdominis *d* (A_5d). Fig. 13. Diese ganz schwache Muskelgruppe, die sich im 1.—5. Segment findet, entspricht in Insertion, Verlauf und Wirkung ganz dem metathorakalen $III_{12}b$.

Musculus dorsoventralis abdominis *e* (A_5e). Fig. 11—13. Dieser kräftige, an seinem dorsalen Ende zweigeteilte Muskel entspringt vom seitlichen Vorderrande des Mesotergits und läuft medial von A_5b schräg kaudal-ventralwärts, um in der folgenden pleuralen Segmentgrenze zu inserieren. Der im 1.—6. Segment auftretende Muskel wird als Rotator die Tätigkeit von A_2 erheblich verstärken und außerdem als Depressor wirken können.

Musculus dorsoventralis abdominis *f* (A_5f). Fig. 11—13. In diesem einfachen Muskel haben wir einen Atemmuskel, der wie der vorige abflachend und gleichzeitig verkürzend auf das Abdomen wirkt.

Auch ihn finde ich normal im 1.—6., ganz schwach im 7. Segment.

Bauer beschreibt im 1. Segment zwei Musculi conjungentes coxo-abdominis, die kaum mit Larvenmuskeln in Beziehung gesetzt werden können. Im 2.—6. imaginalen Segment finden sich zwei sich sich kreuzende Musculi transversales abdominis, die Rücken- und Bauchdecke verbinden. Sie entsprechen wohl A_5b. Im 7. Segment verläuft nur ein einziger Transversalmuskel. Die auffallende Reduktion der Dorsoventralmuskeln gegenüber der Larve erklärt sich aus der geringeren Notwendigkeit zu energischen Atembewegungen, da Tergum und Sternum bei dem imaginalen Abdomen verhältnismäßig leicht gegeneinander zu bewegen sind. Außerdem führt der Käfer unter

seinen Elytren fortwährend einen Luftvorrat bei sich, der Gasaustausch muß also nicht auf wenige Augenblicke zusammengedrängt werden. Schließlich stehen ihm dazu 10 große Stigmenpaare zur Verfügung, der Larve nur ein einziges.

b) 8. Abdominalsegment.

Die typische Abdominalmuskulatur hat im 8. Segment eigenartige Umbildungen erfahren.

1. Dorsale Muskulatur.

Musculi dorsales abdominis (An_{1-3}). Fig. 20 und 21.

Man unterscheidet zwei deutlich geschiedene, dorsale Längsmuskeln, die beide in der Nähe des dorsalen Vorderrandes des Segmentes ihren Ursprung nehmen und zwischen Darm und Haupttrachee kaudalwärts ziehen.

Der eine, meist mehrteilige Muskel (An_1) inseriert am dorsalen Außenrand der Pseudocerci (Levator pseudocerci), der andere (An_2) läuft sehr bald spitz zu und inseriert in der Nähe des ventralen Stigmenrandes. Während durch An_1 die Pseudocerci in die Längsachse des Körpers gehoben werden, zieht An_2 den Stigmenspalt in die Länge und verengert somit die Eingangsöffnung. Außer diesen Längsbündeln findet sich noch ein schräg verlaufender, mittelkräftiger, flacher Muskel (An_3), dessen Insertion mit derjenigen von An_1 zusammenfällt, während sein Ursprung sich dicht neben der dorsalen Medianlinie, am Ende des zweiten Drittels des Segmentes befindet. Er unterstützt wirksam An_1.

2. Ventrale Muskulatur.

Musculus ventralis abdominis (An_4). Fig. 20 und 21.

Zwischen dem ventralen kaudalen Rande des 8. und dem rudimentären 9. Segment liegt der Anus. In der schmalen Hautfalte zwischen Anus und 8. Segment inseriert eine flache Sehne; sie ist die gemeinsame Fortsetzung des rechten und linken Ventralmuskels, der aus mehreren schwachen Bündeln besteht. Ihren Ursprung nehmen diese ziemlich weit lateral am ventralen, oralen Rande des Segments, so daß rechtes und linkes Bündel stark konvergieren müssen, um sich in der Sehne zu vereinen.

Über ihre Wirkung siehe unten.

3. Dorsoventrale Muskeln.

Musculus dorsoventralis abdominis *a* (An_5a). Fig. 20.

Zwischen der Haupttrachee und An_3 verläuft in dorsoventraler Richtung ein äußerst schwacher, gabelförmiger Muskel, der kurz vor

dem Ende des Segmentes dessen tergalen und sternalen Bestandteil verbindet. Da diese beiden aber zu einer einheitlichen Röhre verwachsen sind, kann dem schwachen Muskel nur eine ganz geringe Bedeutung zugesprochen werden.

Musculus dorsoventralis abdominis *b* (An_5b).

Medial von dem vorigen erstreckt sich ein mittelkräftiger seitlich flacher Muskel, der große Ähnlichkeit mit An_3 hat. Er hat seinen Ursprung unmittelbar oralwärts vor diesem an der Rückendecke und inseriert am ventralen lateralen Rande der Pseudocerci. Damit ist er

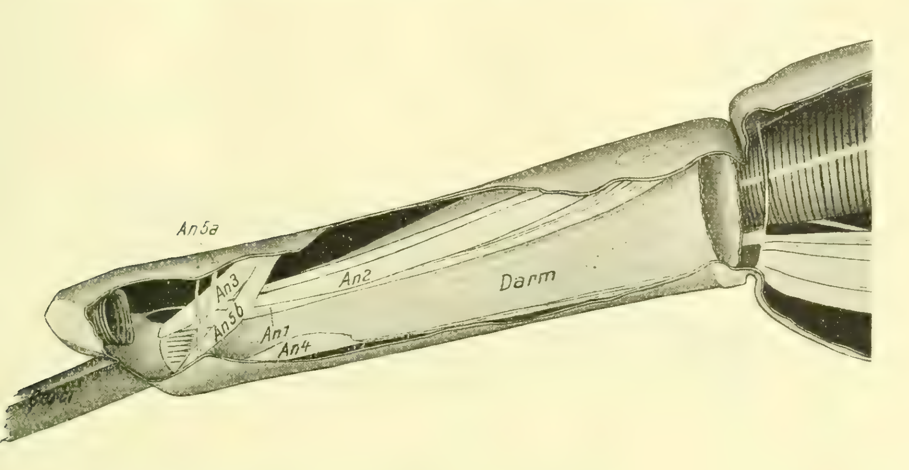


Fig. 20.
Hinterleibsspitze von rechts geöffnet. Vergr.: 22.

als Antagonist (Depressor pseudocerci) von An_1 und An_3 gekennzeichnet. So fehlt also den Pseudocerci jegliche ventrale Muskulatur, was mit dem dorsalen Ursprung dieser Organe (entsprechend den Corniculi der Carabidenlarven) zusammenhängt.

4. Rectalmuskulatur.

Ohne auf die Längs- und Ringmuskulatur des Rectums einzugehen, will ich nur Rungius' (23) absichtlich unvollständige Beschreibung (S. 93) der mit dem Skelet in Beziehung tretenden Musculi dilatatores recti ergänzen. Wir können drei Gruppen von ihnen unterscheiden:

Musculi dilatatores recti dorsales (*d r d*). Fig. 21.

Zwischen dem rechten und linken An_3 und An_5b inseriert ein seitlich flacher Muskel, der dicht neben dem entsprechenden der anderen Körperseite herlaufend an der dorsalen Wölbung des Rectums angreift.

Musculi dilatatores recti ventrales (*d r v*). Fig. 21.

Die dorsoventrale Erweiterung des Rectums bewirken zusammen mit dem vorigen diese Muskelbündel, die bisweilen aus drei in der Längsrichtung sich folgenden Gruppen bestehen. Sie kommen von der Ventralfläche des Rectums und inserieren merkwürdigerweise auf der breiten Sehne von An_4, ohne das Exoskelet zu erreichen. Dieses Verhalten macht es wahrscheinlich, daß die Sehne exoskeletale Elemente in sich aufgenommen hat, d. h. daß es sich bei ihr um eine Art Apophyse handelt.

Musculi dilatatores recti laterales (*d r l*). Fig. 21.

An der Seitenwand des Rectums greift kurz vor dem Anus eine größere Zahl kurzer Muskelbündel an, die am lateralen Rande der Pseudocercigelenke inserieren und den Enddarm seitlich erweitern.

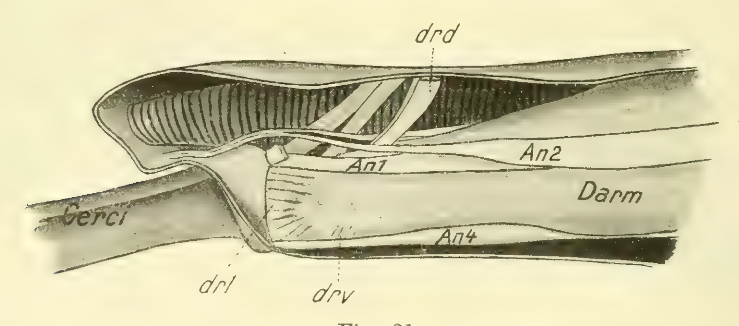


Fig. 21.
Wie Fig. 20, An_3, An_5 *a* u. *b* entfernt. Vergr.: 30.

Im Zusammenhange mit diesen Darmmuskeln muß auch der Funktion des ventralen An_4 gedacht werden. Als Depressor des rudimentären 9. Segments kommt er nicht in Betracht, da seine Insertion ventral vom Anus liegt. Wenn man seine Funktion nicht darin erschöpft sehen will, daß er mit seiner Sehne den Musculi dilatatores recti ventrales zum Ansatz dient, kann man nur annehmen, daß er auf die Öffnung des Anus von Einfluß ist.

5. Gebrauch des 8. Abdominalsegmentes und seiner Muskulatur bei der Atmung.

Alt (1) beschreibt in seiner Bearbeitung des Respirationssystems, wie die Larve ihre Atemstellung einnimmt (S. 424—425). Wenn Alt sagt: von dem Momente an, wo die Spitzen der Pseudocerci die Wasseroberfläche berühren, »werden sie gedreht, bis sie in wagerechter Richtung zur Körperlängsachse stehen«, so kann ich das durchaus bestätigen.

Auf Grund meiner anatomischen Befunde muß ich ergänzend bemerken, daß die Larve bei der Drehung der Pseudocerci aktive Muskelarbeit leistet. Befindet sich in ihrem Wohnbehälter so wenig Wasser, daß die Larve auf dem Boden ruhend mit dem Hinterleibsende bequem die Oberfläche erreichen kann, so steckt sie bisweilen das halbe 8. Segment aus dem Wasser heraus. Dann aber unterbleibt das Umlegen der Pseudocerci, da deren balancierendes Gegenhalten gegen den Wasserspiegel in diesem Falle nicht nötig ist. Das Atmen geht auch in dieser Lage ohne Schwierigkeit vonstatten. Damit ist der Satz von ALT: »Mit dieser Bewegung (dem Umlegen der Pseudocerci) steht die Öffnung des äußeren Stigmenrandes in ursächlichem Zusammenhang«, nicht in Einklang zu bringen. Tatsächlich liegen die Verhältnisse so: bei der untergetauchten Larve sind die Pseudocerci durch dauernde leichte Kontraktion von An_1 und An_3 ausgestreckt. Die Stigmen sind nach den neuesten noch nicht veröffentlichten Untersuchungen BLUNCKS stets offen, so daß das Eindringen von Wasser nur durch Spannungserscheinungen verhindert wird. Dann würde An_2 nur in Tätigkeit treten, wenn es sich darum handelte, einem festen Fremdkörper den Eingang zu verwehren. Hat die atembedürftige Larve den Wasserspiegel erreicht, so muß sie An_1 und An_3 lockern, um durch die Kontraktion von An_5b die Pseudocerci umlegen zu können. Haben die Stigmen erst den Wasserspiegel durchbrochen, so kann sofort die Atmung beginnen. Sollte aber einmal von An_2 das Stigma vorher in die Länge gezogen sein, so genügt die Entspannung dieses Muskels, um das elastische Stigma sich selbsttätig abrunden zu lassen.

Damit ist auch die Ansicht von PORTIER (22), die er in seiner interessanten Arbeit über die Wasserinsekten äußert, widerlegt. Er hat offenbar den von mir mit An_3 bezeichneten Muskel gesehen und in seinen Fig. 37 und 38 stark schematisch als Muscle rétracteur dargestellt, seine Funktion aber mißverstanden[1].

IV. Zusammenfassung.

Als Ergebnis meiner Untersuchungen ist folgendes festzustellen:

1. Die ersten 7 Abdominalsegmente zeigen hinsichtlich ihrer Muskulatur das primitivste Verhalten; das 1. zeigt Abweichungen

[1] Wie vorsichtig man gegenüber dem morphologischen Teil der Untersuchungen von PORTIER sein muß, beweist z. B. auch seine Fig. 28, in der er das rudimentäre 9. Segment als Anus bezeichnet. Dieser Mangel an Genauigkeit ist bei PORTIER um so bedauerlicher, als seine anregenden physiologischen Untersuchungen dadurch beträchtlich an Wert verlieren.

infolge seiner Verbindung mit dem Thorax, das 8. infolge der Verschmelzung von Notum und Sternum, und weil es das letzte ausgebildete Segment ist.

2. Von den Thorakalsegmenten ähnelt der Abdominalmuskulatur am meisten diejenige des Metathorax, am wenigsten die des Prothorax.

3. Die tiefen ventralen Einfaltungen der Abdominalsegmente 1—6 sind keine intersegmentalen Bildungen, sondern gehören ihrer Entstehung nach zu dem jedesmal folgenden Segment. Aus dem Fehlen einer solchen Falte am Anfange des 1. Abdominalsegments, aus dem Lageverhältnis der thorakalen zur abdominalen Dorsoventralmuskulatur und aus dem Übergreifen der ventralen Längsmuskulatur über die scheinbaren Segmentgrenzen[1] könnte man mutmaßen, daß der von BERLESE (3) als Metasternit bezeichnete Teil der thorakalen Sterna das Acrosternit des jedesmal folgenden Segmentes in sich aufgenommen hat. Dem widerspricht freilich das Vorhandensein der unpaaren Apophysen. Eine entwicklungsgeschichtliche Nachprüfung bleibt daher abzuwarten.

4. Aus dem Ansatz des Tracheenmuskels A_4 geht hervor, daß die Stigmengrube tatsächlich kein Teil der Trachee ist.

5. Die Muskulatur der Larve ist im Vergleich zu derjenigen des Käfers primitiver nach Anordnung und Gestalt. Nur zum Teile handelt es sich dabei um eine sekundär oder tertiär erworbene Primitivität (BLUNCK [5]).

6. Die Muskeln der Imago lassen sich großenteils zu Larvenmuskeln in Beziehung setzen. Dies gilt namentlich auch für die Flügelmuskulatur, der bei der Larve einige Rücken- und Beinmuskeln entsprechen[2].

Keine Beziehungen zu larvalen Muskeln ließen sich (außer den schon erwähnten) nachweisen von BAUERS Musculus lateralis metathoracis anterior (Flügelheber) und BLUNCKS (4) Musculus apertor glandulae prothoracis[3]. Von BAUERS Musculus relaxator alae und den Musculi flexores alae kann ich nur ganz allgemein vermuten, daß

[1] Nach HEYMONS (16) ist JANET zu dem Ergebnis gekommen, daß die Grenze zwischen zwei Segmenten nicht durch die Intersegmentalhaut, sondern durch die Ansätze der Längsmuskeln gegeben sei.

[2] Auch VOSS (28) kommt bei *Gryllus* zu dem Ergebnis: »Der Flügel knüpft also sekundär an die gegebene, aus den Beziehungen zur Beinmechanik ausreichend verständliche Muskeldifferenzierung an, und er erscheint als eine Folgeerscheinung derselben im tergalen Bezirk«.

[3] Möglicherweise aber ist dieser Muskel und der von BLUNCK beschriebene Musculus intersegmentalis prothoracis vom larvalen Musculus levator capitis horizontalis (I_1) abzuleiten.

ersterer aus Dorsalmuskulatur, letztere aus Dorsoventralmuskulatur sich entwickelt haben.

Ob zwischen den von mir als homolog bezeichneten Käfer- und Larvenmuskeln eine innere Beziehung der Art besteht, daß die letzteren, ohne eine völlige Auflösung zu erleiden, sich in der Puppe zur Käfermuskulatur umbilden, konnte bei der hier vorliegenden Untersuchung nicht festgestellt werden.

Zum Schlusse möchte ich es nicht versäumen, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Korschelt in Marburg, der mir die Anregung zu der Arbeit gab und mich stets in liebenswürdigster Weise unterstützte, sowie Herrn Geheimrat Prof. Dr. Braun, der mir nach Abschluß des Krieges im Königsberger Zoologischen Museum eine neue Arbeitsstätte bot und die Durchführung meiner Untersuchungen in jeder Weise förderte, herzlichst zu danken. Auch von Herrn Prof. Dr. Tönniges in Marburg und namentlich Herrn Dr. Blunck in Naumburg empfing ich manchen guten Rat, wofür ich ihnen auch hier meinen besten Dank sage.

Königsberg i. Pr., Januar 1920.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. Alt, W., Über das Respirationsystem der Larve von Dytiscus marginalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIX. Heft 3, 1912.
2. Bauer, A., Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.
3. Berlese, A., Gli Insetti. Loro organizzazione, sviluppo, abitudine e rapporti coll'uomo. Vol. primo. Milano 1909.
4. Blunck, H., Die Schreckdrüsen des Dytiscus und ihre Sekret. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912.
5. —Die Entwicklung des Dytiscus marginalis vom Ei bis zur Imago. 2. Teil. Die Metamorphose (Habitus der Larve). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXVII. 1917.
6. Börner, C., Die Gliederung der Laufbeine der Atelocerata. Sitzungsber. d. Ges. nat. Fr., Berlin 1902.
7. — Kritische Bemerkungen über einige vergleichend morphologische Untersuchungen K. W. Verhoeffs. Zool. Anz. Bd. XXVI. 1903.
8. — Die Gliedmaßen der Arthropoden. In Langs Handbuch der Morphologie. Jena 1914, S. 649—694.
9. Burmeister, H., Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.
10. Burgess, E., The structure of the mouth in the larva of Dytiscus. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XXI, 1882.
11. Dahl, F., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine. Arch. f. Naturg. 1884, 50. Jahrg.

12. Euscher, H., Das Chitinskelet von Dytiscus marginalis. Dissert. Marburg 1910.
13. Graber, V., Die Insekten. München 1877.
14. Heymons, R., Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abh. d. Berliner Akad. 1895.
15. — Zur Morphologie der Abdominalanhänge der Insekten. Morphol. Jahrb. Bd. XXIV, 1896.
16. — Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Zool. Zentralbl. VI. Jahrg. 1899.
17. Kleuker, F., Über endoskeletale Bildungen bei Insekten. Inaug.-Dissert. Göttingen 1883.
18. Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
19. Korschelt, E., Zur Embryonalentwicklung des Dytiscus marginalis L. Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 2, 1912.
20. Luks, C., Über die Brustmuskulatur der Insekten. Jen. Zeitschr. f. Ntw. Bd. XVI. 1883.
21. Lyonet, P., Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de Saule. II. Éd. Haag 1762.
22. Portier, P., Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. Arch. Zool. expér. Vol. VIII. Paris 1911.
23. Rungius, H., Der Darmkanal der Imago und Larve von Dytiscus marginalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.
24a. Speyer, W., Die Pharynxmuskulatur der Larve von Dytiscus marginalis L. Zool. Anz. 1920. Bd. LI. S. 243—250.
24b. — Die lokomotorischen Extremitäten der Larve von Dytiscus marginalis L. Schrift. Phys. ökon. Ges., Königsberg i. Pr. LXI./LXII. Jahrg. 1920. S. 44—54.
25. Verhoeff, C., Über Tracheatenbeine II. Zool. Anz. Bd. XXVI. 1903.
26. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten mit Berücksichtigung der Chilopoden. Abh. k. Leop. Carol. Akad. d. Naturf. Vol. 81. 1903.
27. Voss, F., Über den Thorax von Gryllus domesticus, Teil I—IV, Zeitschr. wiss. Zool. 1905.
28. — Morphologisches und Kinematisches vom Ende des Embryonalstadiums der Geradflügler. Vortrag, in Verhandlungen d. Deutsch. zool. Gesellsch. 1911.
29. — Über den Thorax von Gryllus domesticus, Teil V, Zeitschr. wiss. Zool. Bd. C und CI, 1912.
30. Vogel, R., Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebensweise der Larve von Lampyris noctiluca. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. CXII, S. 291—432.

Verzeichnis der unzugänglich gebliebenen Literatur.

31. Griffini, Act., Sulla variabilità delle apofisi metasternali del Dytiscus marginalis L. 1892.
32. Strauss-Dürkheim, H. E., Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du Hanneton vulgaire. Paris 1828.

Erklärung der in den Figuren angewandten Abkürzungen.

I. Kopf.

a) Exo- und Endoskelet:

A, Antenne;
C, Cardo maxillaris;
Ju, Jugularstückchen;
L, Labium bzw. Labialtaster;
Le, Lobus externus der Maxille;
Md, Mandibel;
Mx, Maxille;
P, Palpus maxillaris;
Ph, Pharynx;
Pl, Palparium maxillare;
S, Stipes maxillaris,
SM, Sutura metopica;
SP, Sutura praefronte-antennale;
T, Tentorium;
Ta, der zum Foramen antennale ziehende Ast des Tentoriums;
Tp, der kaudalwärts ziehende Ast des Tentoriums;
V, dorsale Verbindung von Tentorium und Kopfkapsel;
H, Hypopharynx.

b) Muskulatur:

d ph I—III, Mm. dilatatores pharyngis bzw. ihre Insertionen;
K_1, M. extensor antennae;
K_2, M. flexor antennae;
K_3, M. levator antennae;
K_4, M. extensor mandibulae;
K_5, M. flexor mandibulae;
K_6, M. extensor maxillae;
K_7, M. levator maxillae;
K_8, M. flexor maxillae;
K_9, M. extensor palpi maxillaris;
K_{10}, M. levator labii;
K_{11}, M. depressor labii.

II. Thorax.

a) Exo- und Endoskelet.

Acr, *Pr*, *Ms*, *Mt*, Acro-, Pro-, Meso-, Metasternit;
a + *p*, *ms*, *mt*, Acro- + Protergit, Meso-, Metatergit;
x, Praefurca (subcoxale Apophyse);
x α, medialgerichtete Platte der Praefurca (subcoxale Apodeme);
y, Furca;
z, Furcilla;
l t, Ligamentum transversale;
UA, Unpaare Apophyse;
St, Stigma;
SG, Stigmengrube;
Tr, Trachee;
c, *d*, *e*, Insertionen bzw. Sehnen der Muskeln $I_{13}c$—e;

b) Muskulatur.

1. Im Rumpfe:

Alle Muskeln des Prothorax beginnen mit I, die des Mesothorax mit II, des Metathorax mit III.
Die arabischen Ziffern sind der Reihe nach im Text angewendet, so daß die Bedeutung der Muskelbezeichnungen dort leicht zu finden ist.
MP, Insertionen der Beinmuskeln.

2. In den Beinen:

a, M. extensor trochanteris maior;
b, M. extensor trochanteris minor;
II, $III_{13}e$, M. extensor trochanteris longus;
c, M. flexor trochanteris maior;
d, M. flexor trochanteris minor;
e, M. rotator femoris;
f, M. extensor tibiae;
g, M. flexor tibiae;
h, M. flexor tarsalis;
i, M. flexor unguium.

III. Abdomen.

a) Exo- und Endoskelet.

No, Notum;
Pl, Pleura;
Ste, Sternum;

VR, *HR*, *AW*, Vorderrand, Hinterrand und Außenwinkel der breiten ventralen Falten;
a, *b*, innere und äußere Leisten auf den ventralen Falten;
St, Stigma.

b) Muskulatur.

Alle Körpermuskeln des 1.—7. Segmentes tragen den Buchstaben *A*, die des 8. Segmentes die Buchstaben *An*. Im übrigen gilt das unter IIb dieser Erklärung Gesagte.

Für die Rectalmuskeln bedeuten:
d r d, *d r v*, *d r l*, Dilatatores recti dorsales, ventrales, laterales.

Erklärung der Tafel VII.

Die 3 Thorakalsegmente und das 1. Abdominalsegment sind durch einen Medianschnitt halbiert. Danach ist die linke Körperhälfte auf die Fläche projiziert (Methode von Voss). Alle stärker chitinisierten Teile wie Tergite, Acrosternit des Prothorax und die Apophysen sind schwarz punktiert. Der äußere Ring am Beinansatz stellt den proximalen Rand der Coxa, der innere denjenigen des Trochanters dar.

rot = dorsale und ventrale Muskulatur,
grün = dorsoventrale Muskulatur,
violet = alle bei der Beinbewegung unmittelbar tätigen Muskeln.

Punktierte Linienführung dient nur zur besseren Unterscheidung.

Corrigenda.

Fig. 14*IIa* und 14*IIb*: für II_4d setze man $II_{14}d$;
Fig. 16: für III_4d''' setze man III_4d''.

Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Limax maximus L.

Von

Hans Hoffmann
aus Dahlen i. Sa.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 28 Figuren im Text.

I. Einleitung.

Gar oft schon sind die Gastropoden, speziell die Pulmonaten, Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen, nicht nur anatomisch oder morphologisch, sondern auch entwicklungsgeschichtlich. Von den Arbeiten der letzteren Art erwähnen die älteren meist gar nichts von der Entwicklung des Geschlechtapparates. Aber auch die neueren Arbeiten zeigen fast alle dieses Fehlen, und es ist dies erklärlich, weil »die Entwicklung der Geschlechtsorgane zum größten Teile einer dritten Entwicklungsperiode angehört, die vom Ausschlüpfen der jungen Schnecke bis zur vollendeten Geschlechtsreife zu rechnen ist« (Meisenheimer) und diese Periode zumeist nicht in die Untersuchungen einbezogen worden ist. Im ganzen gibt es heute fünf Arbeiten, die die Entwicklung dieses Organkomplexes näher behandeln. Diese Autoren aber weichen in den gefundenen Resultaten derart voneinander ab, daß sich mit Recht in der Literatur Stimmen hören ließen, die eine nochmalige Untersuchung forderten. So auch Meisenheimer, wenn er schreibt: »Viele Punkte bedurften deshalb einer gründlichen Nachuntersuchung; ich brauche nur an die Geschlechtsorgane zu erinnern, über deren Anlage trotz verschiedener Untersuchungen noch große Zweifel bestehen.« Gerade über die Geschlechtsorgane hat er diese Nachuntersuchung bis heute nicht selbst bringen können und machte mich auf ihr Fehlen aufmerksam. So habe ich denn erneut die Entwicklung der Geschlechtsorgane eines Pulmonaten untersucht und im Anschluß an die beiden Arbeiten von Meisenheimer über

»Die Entwicklung von *Limax maximus*« ebenfalls diese Schnecke als Vertreter gewählt. Es mag also diese Arbeit als Ergänzung jener gelten.

Es sei mir gestattet, gleich hier Herrn Prof. Dr. Meisenheimer für die Anregung zu dieser Arbeit und für das diesen Untersuchungen stets entgegengebrachte Wohlwollen, sowie seinen Rat und die Hilfe, die ich jederzeit bei ihm fand, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

II. Material und Methoden.

Das gesamte Material für die vorliegenden Untersuchungen habe ich durch Aufzucht aus dem Ei erhalten. Anfang Juli sammelte ich erwachsene Schnecken, die ich unter Moos (Sphagnum) in einem Terrarium hielt, das den natürlichen Bedingungen möglichst entsprechend eingerichtet und feucht gehalten wurde. Die Tiere wurden im Thüringer Wald, im Tal der wilden Gera bei der Gehlberger Mühle (Oberhof), gesammelt. Zur Fütterung wurden Salatgurken und Möhren, auch Pilze verwendet. Schon Ende Juli konnte ich vereinzelt Eier abnehmen, doch fiel die Hauptzeit der Eiablage Anfang August, also $^1/_2$ Monat früher als Meisenheimer und fast $1^1/_2$ Monat früher als A. P. Henchman angibt. Es mag dies mit günstigeren Witterungs- und Temperaturverhältnissen zusammenhängen. Ich habe daher auch in den folgenden Beschreibungen die Altersangaben möglichst gemieden, da eben die Entwicklung außerordentlich stark von äußeren Faktoren abhängig ist. Die Eier wurden in Haufen von etwa 100—150 Stück im Durchschnitt abgelegt, doch konnte ich bisweilen auch Eihaufen von über 200 Stück beobachten. Die Eihaufen wurden dann unter feuchtem Moos in Glasaquarien aufbewahrt. Schon nach 19—20 Tagen schlüpften die jungen Schnecken aus[1]. Diese wurden dann während des Winters in warmer Temperatur gehalten, um zu verhindern, daß sie in die Erde gingen, und so die Entwicklung unterbrochen wurde.

Vom 6. Tage an nach der Eiablage wurden die Tiere konserviert. Anfangs in Abständen von $^1/_2$ Tag, dann allmählich in immer weiteren Zwischenräumen. Als Konservierungsflüssigkeit kamen Hermannsche Lösung und Zenkersche Lösung in Anwendung, erstere vorzugsweise für ganz junge Embryonen. Beide Mittel ergaben ausgezeichnete Präparate und vorzügliche Kernfixierung. Die Embryonen wurden mit Nadel und Messerchen aus den Eihüllen geschnitten, in physiologischer Kochsalzlösung von anhaftendem Eiweiß befreit und direkt in die Fixierflüssigkeiten gebracht. Bei Anwendung von Zenkerscher

[1] Meisenheimer gibt eine Embryonalentwicklung von 28—30 Tagen an.

Lösung wurden die Objekte in Jodalkohol gebracht, und dann das gesamte Material in Alkohol von etwa 90% aufbewahrt. Die ausgeschlüpften Tiere ließ ich in einer Porzellanschale sich möglichst strecken und tötete sie dann durch plötzliches Übergießen mit heißer ZENKER-Lösung ab, so daß ein Zusammenziehen fast gänzlich vermieden wurde. Erwachsene Tiere freilich zogen sich auch bei dieser Art der Konservierung noch zu stark zusammen. Sie wurden deshalb erst etwa 8—10 Stunden in destilliertes Wasser gebracht. Dadurch sehr geschwächt, vermochten sie sich beim raschen Übergießen mit der heißen Fixierflüssigkeit nicht mehr nennenswert zusammenzuziehen. Bei älteren Tieren habe ich auch mit sehr gutem Erfolge Sublimat-Salpetersäure zum Fixieren angewendet.

Zum Einbetten der jungen Embryonen kam die Chloroform-Paraffinmethode zur Anwendung. Alkohol wurde über Chloroform geschichtet, und die Objekte so durch die Senkmethode in Chloroform übergeführt. Hierauf wurden die Objekte in ein Chloroform-Paraffingemisch gebracht, das Chloroform dann abgedunstet und die Tiere in reinem Paraffin eingebettet und unter der Lupe mit einer heißen Nadel orientiert. Für ältere Embryonen wurde die gewöhnliche Xyol-Paraffinmethode benutzt. Bei ausgeschlüpften Tieren wurde der Genitalapparat herauspräpariert und in Nelkenölkollodium eingebettet.

Die so eingebetteten Objekte wurden dann mit einem JUNGschen Schlittenmikrotom nach THOMA in Serien von meist 4 μ (seltener 6—7,5 μ) Dicke zerlegt und die Schnitte mit Eiweißglyzerin auf dem Objektträger aufgeklebt. Besonders lästig erwies sich beim Schneiden das Eiweiß in der Kopfblase und Magen-Leber der Embryonen; es zersplitterte und machte die Schnitte unbrauchbar. Durch Einlegen des angeschnittenen Paraffinblocks in Wasser machte ich das Eiweiß durch Quellung weich, und es wurde so ein glattes Schneiden ermöglicht.

Zur Färbung der Schnitte wurde fast ausschließlich die Eisen-Hämatoxylinmethode nach HEIDENHAIN angewandt. Die Schnitte wurden etwa 3 Stunden in Eisenammoniumsulfat gebeizt und dann etwa 6 Stunden in $^1/_2$%iger Hämatoxylinlösung gefärbt. Das Ausdifferenzieren erfolgte dann wieder in der Beizlösung. Seltener gebrauchte ich Hämatoxylin nach DELAFIELD zur Färbung. Eine Gegenfärbung mit Eosin oder Orange-G. wurde nur bei Objekten angewandt, bei denen histologische Differenzierungen eingetreten waren. Zur Färbung der Totalpräparate des Genitalapparates erwies sich Alaunkarmin als das beste. Derartig gefärbte Objekte in Nelkenöl aufgehellt, ermöglichten auch innere Differenzierungen am Totalpräparat zu verfolgen.

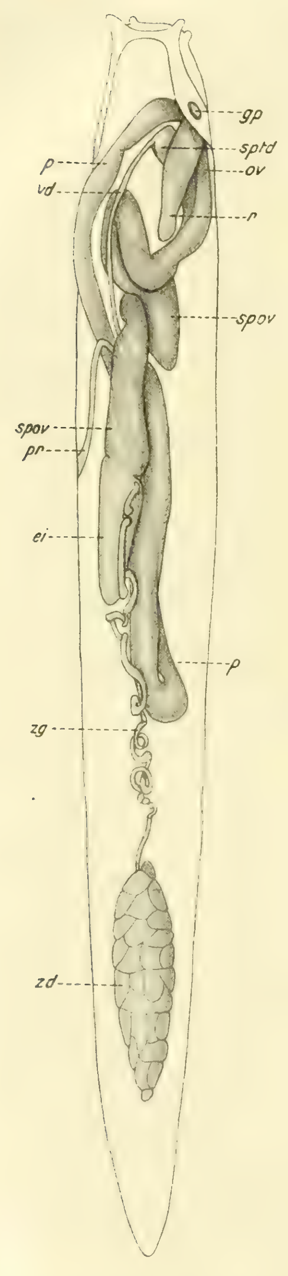


Fig. 1.
Der Genitalapparat einer erwachsenen Schnecke von 12 cm Länge in einem Situsbild. Verg.: 2.

III. Beschreibung des Genitalapparates.

Ehe ich an die Beschreibung der eigentlichen Entwicklung des Genitalapparates gehe, dürfte es vielleicht zweckmäßig sein, kurz den Bau der Genitalorgane bei einem erwachsenen Tier zu schildern. Ich kann mich dabei im wesentlichen an die Beschreibung von SIMROTH halten, die gleichzeitig gewisse Lagebeziehungen zu anderen Organen erwähnt, während meine Fig. 1 die Geschlechtsorgane in ihrer gegenseitigen natürlichen Lagerung zeigt. »Die große rötliche Zwitterdrüse, hinter dem Magen gelegen, mündet mit ihren Lappen einseitig in den weißen Zwittergang; der windet sich, anfangs gerade, bald stark geschwollen, vielfach auf, um schließlich wieder abzuschwellen und eine kleine Vesicula seminalis zu bilden, kurz vor dem Eintritt in den Eisamenleiter.« Eine derartig verschiedene Dicke des Zwitterganges konnte ich nicht feststellen. »Eiweißdrüse zuzeiten groß, viellappig zart gelblich.« Ihre bedeutendste Größe erreicht die Eiweißdrüse zur Zeit der Eiablage. Sie mündet an der Stelle in den Spermovidukt, wo der Zwittergang in den letzteren übergeht. Der Spermovidukt zieht dann in mehreren Windungen nach vorn, aber nur im vordersten Viertel läßt sich der Spermatodukt vom Ovidukt trennen. »Der Eileiter verjüngt sich nach dem Abgang des Samenleiters, um eine dickwandige feste Röhre zu bilden. — Das Vas deferens schlingt sich an dem langen weißen, darmartig gewundenen Penis hinauf bis ‚fast' zu dessen Ende.« Das proximale Ende des Penis wird nach den Untersuchungen von FISCHER von dem Coecum

gebildet, das sich nur wenig über die Einmündung des Vas deferens und die Insertion des Rektrator hinaus verlängert. »Der Penis geht unter dem rechten Ommatophor und dessen Muskel durch; er hat einen langen kräftigen Retraktor, der in der Mittellinie am Rücken nicht nur hinter Niere und Lunge, sondern noch hinter dem Kopfretraktor inseriert. Das Receptaculum seminis, bei jungen Tieren in den Ovidukt einmündend, sitzt bei alten wohl infolge einer vorhergegangenen Begattungsverzerrung am Penis an, als kurz gestielte rundliche Blase mit rötlichem Schleim gefüllt.« Ovidukt, Receptaculum und Penis münden dann mit einem sehr kurzen gemeinsamen Atrium rechtsseitig kurz hinter den Tentakeln nach außen.

Das von SIMROTH als Vesicula seminalis bezeichnete Gebilde liegt unmittelbar an der Einmündung der Eiweißdrüse in den Spermovidukt und ist bei erwachsenen Tieren vollkommen von den Lappen der Drüse verdeckt (Fig. 2). Für gewöhnlich ist dieses Divertikel sehr klein und sein enges Lumen mit Spermatozoen dicht erfüllt. Aber kurz vor Beginn der Eiablage und während derselben erweitert sich das Lumen, und wir finden es dann voller Eier, die sich überall zwischen die Spermatozoenmassen einlagern. Es dürfte wohl kaum ein Zweifel bestehen, daß wir hier den Ort der Befruchtung vor uns haben, und ich möchte daher dieses Divertikel als Befruchtungstasche bezeichnen. Die Eier müssen sehr rasch den Zwittergang herabgleiten, da es mir nur ganz selten gelungen ist, dort Eier zu finden. Dann sammeln sie sich im hinteren Ende der Befruchtungstasche an, wo sie unregelmäßig geformt in dichten Massen zusammengedrängt liegen (Fig. 3*a*). Hier erfolgt die Befruchtung. Das Keimbläschen, bei einzelnen noch sichtbar, beginnt sich aufzulösen und die Polstrahlung der Richtungskörperbildung wird erkennbar. Die weiter vorn gelegenen Eier zeigen dann meist bereits die erste Richtungsspindel (Fig. 3*b*).

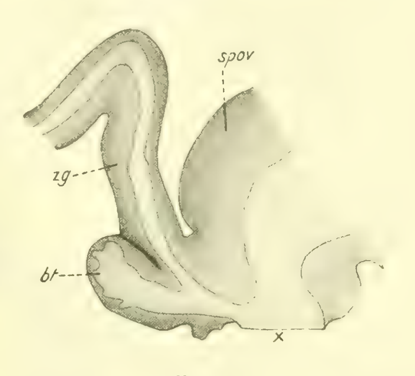


Fig. 2.
Befruchtungstasche, kurz vor der Eiablage. Die Eiweißdrüse ist entfernt. Ihre Mündungsstelle ist bei x. Vergr.: 14.4.

In der Literatur findet sich dies Divertikel für Nacktschnecken kaum erwähnt. Außer SIMROTH haben es nur BAUDELOT bei *Limax cinereus* und BROCK bei *Agriolimax agrestis* beschrieben, aber in allen

Fällen nur als Vesicula seminalis, also in keinem Zusammenhange mit der Befruchtung. Bei *Helix* ist ein derartiges Divertikel schon weit

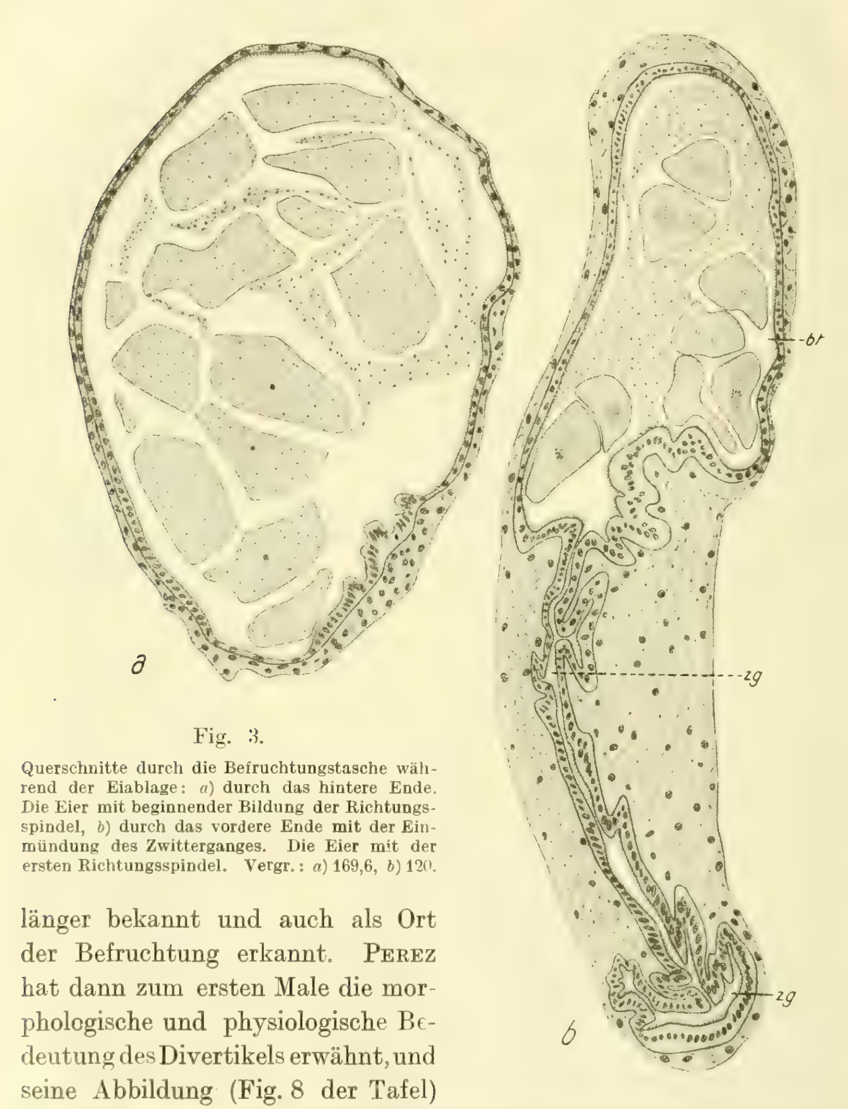


Fig. 3.

Querschnitte durch die Befruchtungstasche während der Eiablage: *a*) durch das hintere Ende. Die Eier mit beginnender Bildung der Richtungsspindel, *b*) durch das vordere Ende mit der Einmündung des Zwitterganges. Die Eier mit der ersten Richtungsspindel. Vergr.: *a*) 169,6, *b*) 120.

länger bekannt und auch als Ort der Befruchtung erkannt. Perez hat dann zum ersten Male die morphologische und physiologische Bedeutung des Divertikels erwähnt, und seine Abbildung (Fig. 8 der Tafel) von *Helix aspersa* zeigt äußerlich große Ähnlichkeit mit dem Divertikel bei *Limax*. Am genauesten hat aber Meisenheimer für *Helix pomatia* das Verhalten der Befruchtungstasche beschrieben, und seine Schilderungen stimmen in vielem mit meinen Befunden über *Limax* überein.

IV. Die erste Anlage.

Die erste Anlage des Genitalapparates erfolgt sehr früh. Der Enddarm verläuft noch fast geradlinig nach hinten, von dem Eiweißsack nach dem Ektoderm, doch ist der sekundäre Durchbruch desselben noch nicht erfolgt. Die Niere zeigt ihre erste Lumenbildung, und das Epithel der Mantelhöhle hat sich eben zur Bildung des Ureters eingesenkt. Auf einem solchen Stadium, ungefähr vom 7. Embryonaltag, bemerken wir dicht hinter der Bildung des Nierenausführganges die ersten Anzeichen einer beginnenden Einstülpung des Epithels der Mantelhöhle. Die Epithelzellen drängen nach innen, und ein kompaktes Zellknötchen sitzt gewissermaßen dem Ektoderm auf (Figg. 4*a*, 5*a*). Nur wenig später tritt dann die Einstülpung als solche deutlich hervor (Fig. 5*b*). Von Anfang an zeigt die Einsenkung eine ganz scharf bestimmte Richtung nach dem Ort der Magenbildung hin (Fig. 6). Diese Einstülpung wird nun rasch größer und hat auf dem Stadium, wo sich die Leberlappen schon ganz klar herausdifferenziert haben, etwa 11. Embryonaltag, die Magenwand erreicht. Dort liegt die Spitze der nunmehr deutlich als Gang hervortretenden Einsenkung dicht von Mesodermzellen umgeben, etwa an der Stelle, wo rechter und linker Leberlappen in den Magen münden (Fig. 7).

Auf ganz jungen Stadien ist nun zunächst das Epithel der Einsenkung ganz gleichartig (Fig. 5*c*). Sehr bald aber treten dann Veränderungen ein. Es beginnen sich die Kerne am blinden Ende des Ganges zu verändern. Einige werden größer, chromatinärmer mit größeren Nucleolen (Fig. 8). Sie heben sich durch ihre hellere Färbung scharf aus dem Verband der übrigen hervor, und bald zeigen sämtliche Kerne am proximalen Ende des Ganges diese Struktur (Fig. 9). Es sind indifferente Geschlechtszellenkerne geworden, und wir können also nunmehr das Ende dieses Ganges als erste Anlage der Zwitterdrüse betrachten. Erwähnen möchte ich, daß diese Differenzierung der embryonalen Gangzellen zu indifferenten Geschlechtszellen nicht scharf an ein bestimmtes Altersstadium gebunden ist, denn ich fand Tiere, die in der Entwicklung der übrigen Organe genau so weit vorgeschritten waren wie ein Tier, von dem Fig. 7 einen Schnitt zeigt, die aber dennoch kaum eine wahrnehmbare Differenzierung dieser Zellen zeigten. Daß wir aber in dieser Differenzierung tatsächlich die erste Ausbildung der Zwitterdrüse zu sehen haben, wird im Laufe der Weiterentwicklung klar werden, denn zu keiner Zeit, wie ich vorausgreifend erwähnen will, tritt der eben beschriebene Gang mit einem von ihm unabhängig

gebildeten Zellenkomplex in Verbindung, so daß eine gesonderte Anlage der Zwitterdrüse völlig auszuschließen ist.

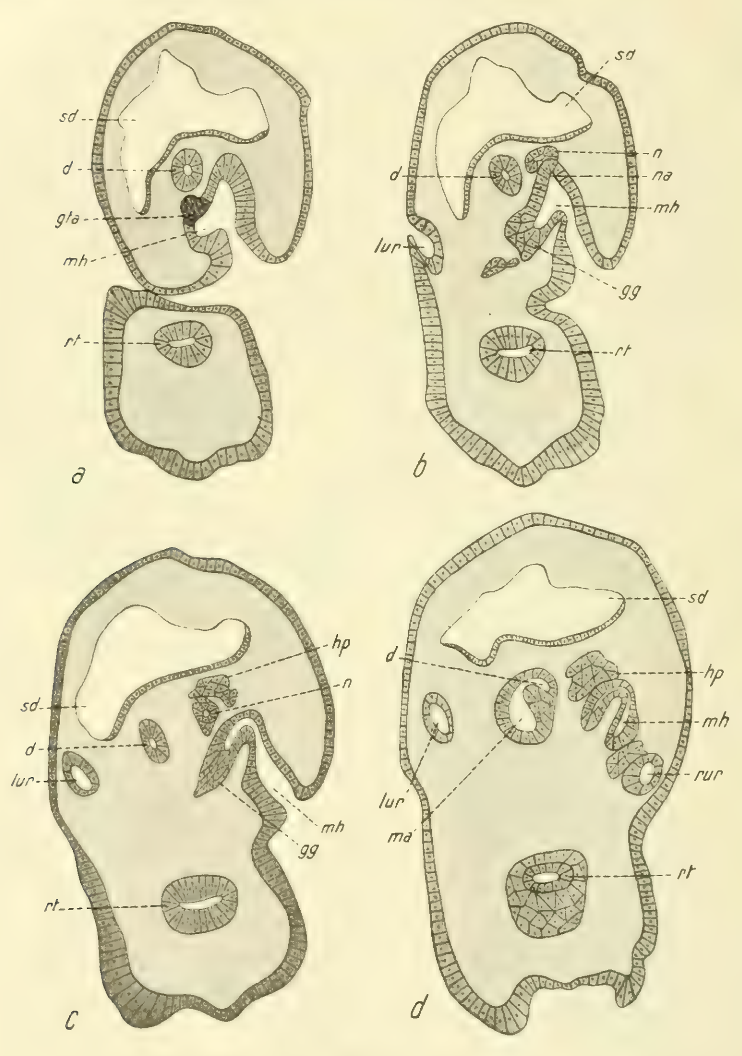


Fig. 4.

Querschnitte (schematisiert) durch einen Embryo vom 7. Embryonaltag mit der Anlage des Genitalapparates: *a*) der 12. Schnitt, *b*) der 17. Schnitt, *c*) der 23. Schnitt, *d*) der 28. Schnitt der gleichen Serie. Erklärungen im Text. Vergr.: 86,4.

Ehe wir jedoch das weitere Schicksal dieses Ganges verfolgen, möchte ich etwaige Bedenken, daß diese Einstülpung zur Bildung eines anderen Organes führen könnte, widerlegen. Eine Verwechslung

wäre zunächst möglich mit dem Nierenausführgang. Da aber die Einstülpung dieses letzteren bereits vorhanden ist, mußten die Schnitte der gleichen Serie auch beide Anlagen zeigen, und in der Tat finden wir beide dicht hintereinander gelegen, wie Fig. 4*a* und 4*b* erkennen lassen. Diese beiden Querschnitte, die in Figg. 4*a* und 4*b* gezeichnet sind, ebenso wie die folgenden Querschnitte in Figg. 4*c* und 4*d*, sind der gleichen Serie entnommen, und zwar sind es der 12., 17., 23. und

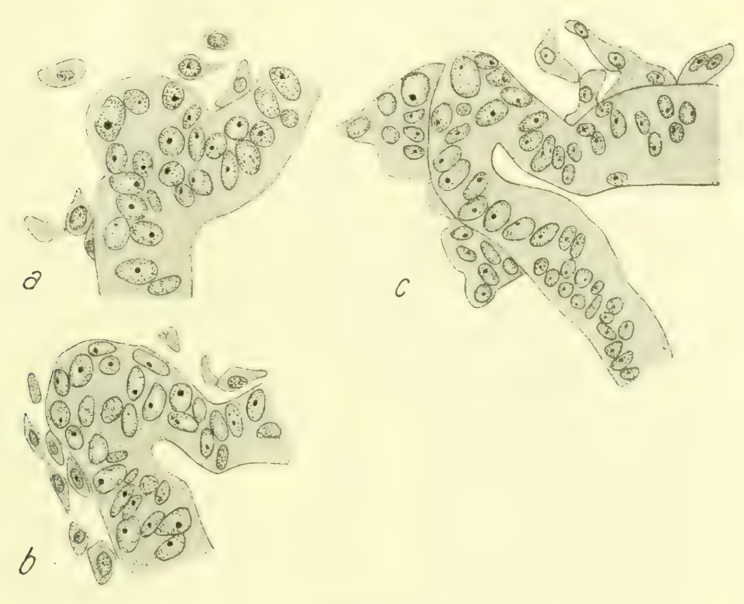


Fig. 5.

Schnitte durch die Anlage des Genitalapparates: *a*) die erste Anlage. Die Zellen beginnen nach innen zu drängen (die in Fig. 4*a* dunkel gehaltene Stelle stärker vergrößert), *b*) die erste Einstülpung eines wirklichen Genitalganges. *c*) die Einstülpung ist größer geworden (die dunkel gehaltene Stelle aus Fig. 6 stärker vergrößert). Vergr.: 541,6.

28. Schnitt der Serie. und der 12. Schnitt liegt am weitesten nach hinten.

Die Anlage des Nervensystems, speziell des rechten Visceralganglions und des Abdominalganglions kommen für eine Verwechlsung kaum in Betracht. Nach den Untersuchungen von A. P. Henchman, die von Meisenheimer in seinen Nachuntersuchungen bestätigt wurden, erfolgt die Anlage dieser Ganglien durch Auswanderung von Ektodermzellen, also nicht durch Einstülpung des Epithels. Zudem treten diese Ganglienanlagen sofort klar hervor durch den lockeren Zellverband und die sehr großen, hellen Kerne. Außerdem aber liegen diese Anlagen weiter nach vorn (Fig. 4*c*).

Und endlich wäre eine Verwechslung mit der rechten Urniere denkbar. Abgesehen davon, daß diese auf solchen Stadien viel größer sein müßte, ist sie stets auf der gleichen Serie, nur viel weiter vorn und mehr nach außen gelegen, zu erkennen (Fig. 4*d*).

Ein anderer Organkomplex kann aber weiterhin nicht in Frage kommen, und es steht wohl außer Zweifel, daß wir in der oben beschriebenen Anlage dieser außerdem unpaaren asymmetrischen Einstülpung die Anlage des Genitalapparates vor uns haben.

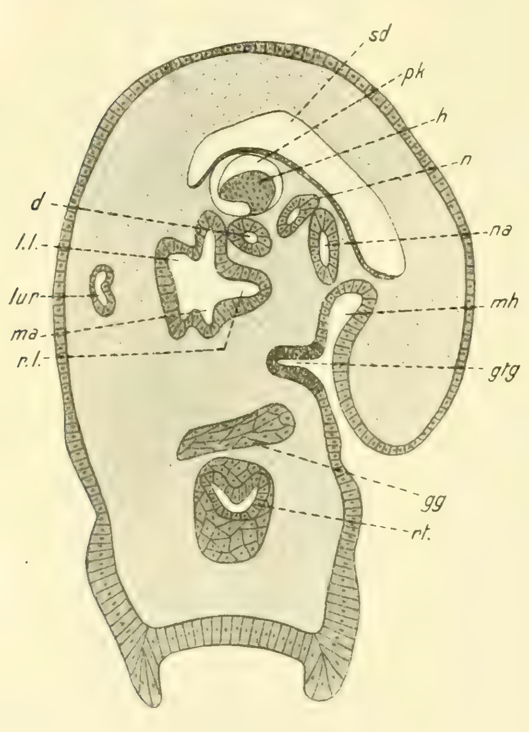


Fig. 6.

Querschnitt (schematisiert) durch einen Embryo vom 9. Embryonaltag. Die Einstülpung des Genitalganges ist vorgetrieben in der Richtung auf den Magen zu. Vergr.: 86,4.

Einwenden könnte man vielleicht noch, daß keine der Figuren, die MEISENHEIMER in seiner Arbeit über *Limax* gibt, eine derartige Einstülpung erkennen läßt. Zunächst einmal hat er auf jegliche Untersuchung dieses Organes verzichtet, denn er schreibt in der Einleitung zum zweiten Teil dieser Arbeit: »Nur ein Organkomplex ist hierbei noch nicht berücksichtigt, es sind dies die Geschlechtsorgane . . . . und werde ich in diesem zweiten Teile auf jede Behandlung verzichten«. Von seinen Figuren, die meist Sagittal- oder Frontalschnitte darstellen, könnten nur die in Frage kommen, die die Bildung der Niere und ihres Ausführganges betreffen, also Figg. 91 bis 97 und 113—125, Taf. XXXV, XXXVI. Von diesen entspricht Fig. 96 etwa dem Stadium der Anlage des Genitalapparates, stellt aber einen Sagittalschnitt dar, etwa 1—2 Schnitte weiter nach außen gelegen. Die älteren Stadien Figg. 113 bis 125 zeigen nur den obersten Teil des Schnittes, während der Genitalgang mehr ventral

liegt. Das gleiche gilt von den schematischen Serienzeichnungen der Tafeln XXXVIII—XXXX.

Ähnlich verhält es sich mit den meisten Figuren der A. P. HENCHMAN. Doch hier ist in Textfig. C (p. 185) das gleiche Bild dargestellt, wie ich es etwa in Fig. 6 wiedergegeben habe. Daß sie keine Bezeichnung angibt und dieser Ausstülpung der Mantelhöhle keine Erwähnung tut, kann nicht Wunder nehmen, da ja doch nur im Vergleich mit älteren Stadien diese noch sehr kleine Einstülpung mit der Anlage des Genitalapparates identifiziert werden konnte.

Endlich möchte ich, ehe wir die Weiterentwicklung des Ganges verfolgen, noch ausführen, was wir in der Literatur über die Anlage der Geschlechtsorgane bei Mollusken finden. Schon über die Zeit der Anlage gehen die Meinungen der verschiedenen Autoren auseinander. Bei Pulmonaten finden wir für *Limax agrestis* (GEGENBAUR) *Lymnaeus auricularis* (EISIG), *Lymnaeus ovatus* (RABL 1875) eine postembryonale Entstehung angegeben. v. IHERING und ROUZAUD finden dann bei *Helix* und BROCK bei *Agriolimax agrestis* die Anlage kurz vor dem Ausschlüpfen. In allen diesen Fällen möchte ich annehmen, daß die Beobachter nicht die allererste Anlage gesehen haben. Bei *Helix pomatia* (ANCEL 1903) und *Arion empiricorum* (PABST) soll sich die Zwitterdrüse ebenfalls erst am Ende der Embryonalperiode bilden. KLOTZ findet bei *Lymnaeus ovatus* die Anlage bei Embryonen, die zum Auskriechen noch nicht reif waren. Als früheste Zeit endlich wird die Anlage der Geschlechtsausführgänge bei *Arion empiricorum* von HEYDER am 12. Embryonaltag angegeben.

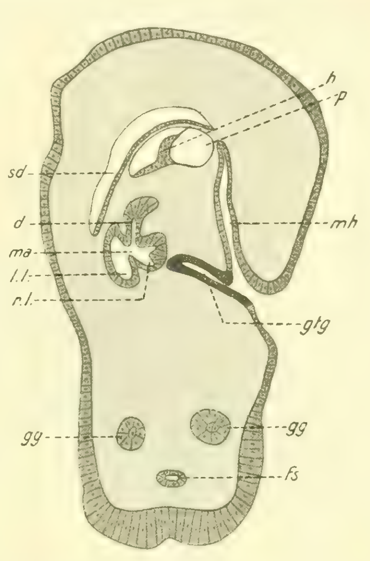


Fig. 7.
Querschnitt (schematisiert) durch einen Embryo vom 12. Embryonaltag. Der Genitalgang hat die Magenwand erreicht. Vergr.: 86,4.

Für Prosobranchier wird nur bei *Paludina* von ERLANGER eine Zeit »verhältnismäßig früh, wenn die Urnieren ihr Maximum erreicht haben«, angegeben und durch die Untersuchungen von OTTO und TÖNNIGES bestätigt. Also eine Zeit, die der von mir gefundenen entspricht.

Eine eben solch frühe Anlage wird auch für Lamellibranchier angeführt und zwar bei *Dreissensia* (Meisenheimer 1901), *Cyclas* (Meisenheimer 1901), *Anodonta* (Herbers) und Unioniden (Harms).

Viel weiter aber gehen die Meinungen betreffs der Herleitung der Anlage auseinander. Für *Lymnaeus auricularis* gibt Eisig drei gesonderte Anlagen an, eine für den Penis und den unteren Teil des Vas deferens, eine für den Ovidukt und den oberen Teil des Vas deferens und eine für die Zwitterdrüse. Alle drei Anlagen sind solid, doch sagt er nichts über die Herleitung, ebenso wie er die sekundäre Verbindung der Teile nicht beobachtet hat.

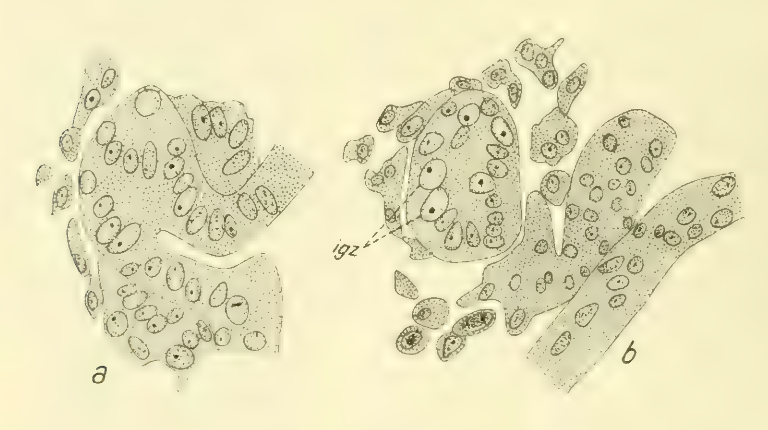


Fig. 8.

Der 1. und 4. Querschnitt einer Serie von einem Embryo vom 11. Embryonaltag. Letzterer Schnitt durch das blinde Ende des Ganges mit beginnender Differenzierung der indifferenten Geschlechtszellen. Vergr.: 541,6.

Ganins Untersuchungen der Fortpflanzungsorgane lassen ihn eine solide ektodermale Anlage vermuten.

Ebenso hat Rabl (1875) für *Lymnaeus ovatus* keine genauen Untersuchungen dieses Organkomplexes vorgenommen. Die Zwitterdrüse soll sich »ganz unzweifelhaft« ento- oder mesodermal anlegen, da das Ektoderm nie eine Einstülpung zeigt. Die Ausführgänge aber sollen sich aus einer Ektodermeinstülpung bilden. Bei *Planorbis* (1879) hat er dann auch eine solche direkt beobachtet, von der er glaubt, daß sie die Ausführgänge bilden könne.

v. Ihering läßt den Apparat bei *Helix pomatia* »in seiner ganzen Länge aus dem Mesoderm« entstehen.

Fol (1880) gibt für die Pulmonaten keinerlei Herleitung an. — Für Pteropoden (1875) und Heteropoden (1876) aber nimmt er für die

Keimdrüse eine doppelte Ableitung an, und zwar soll der weibliche Teil aus dem Entoderm und der männliche aus dem Ektoderm entstehen.

Joyeux-Laffuie findet bei *Oncidium* zwei Anlagen. Zuerst die Zwitterdrüse als solide Zellmasse, nach dem Ausschlüpfen des Embryo dann die Ausführgänge. Beide Anlagen sollen aus Zellwucherungen des Ektoderms entstehen.

Rouzaud nimmt dann bei *Helix aspersa* eine einzige solide Anlage an, den »bourgeon primitif«, von dem er glaubt, daß er »à une sorte de prolifération ou de bourgeonnement de l'ectoderme« entstehe.



Fig. 9.

Längsschnitt durch den Genitalgang mit indifferenten Geschlechtszellen am blinden Ende (die dunkel gehaltene Stelle in Fig. 7 stärker vergrößert). Vergr.: 541,6.

Brock kommt dann bei Agriolimax agrestis zur Annahme von zwei getrennten Anlagen, eine für den »primären Geschlechtsgang« und eine für die Zwitterdrüse. Die Lage der Keimdrüse läßt »mit an Gewißheit grenzender Wahrscheinlichkeit« annehmen, daß sie ebenso wie der primäre Gechlechtsgang nur mesodermalen Ursprungs sein kann, da niemals eine Beteiligung des Ektoderms an der Bildung beobachtet worden sei.

Klotz gibt wieder drei gesonderte Anlagen an, je eine für die Zwitterdrüse, die Ausführgänge und den Penis. Die beiden ersteren sind »wahrscheinlich« mesodermal, da sie keine Verbindung mit dem Ektoderm zeigten. Die Entstehung des Penis aber hat er direkt als Einstülpung des Körperepithels beobachtet.

Ancel (1902) nimmt für die Zwitterdrüse bei *Helix* ebenfalls mesodermalen Ursprung an und schließt dies lediglich aus der Lage der Keimdrüse inmitten von Mesoderm.

Aus dem gleichen Grunde beobachtet dann Pabst für *Arion empiricorum* mesodermalen Ursprung der Zwitterdrüse. Für den Ausführgang verweist er auf Heyder, der diesen als Ausstülpung des hinteren Endes der Mantelhöhle entstehen sah, also ektodermal. So werden für *Arion* zwei Anlagen angenommen, doch wird die Möglichkeit dreier gesonderter Anlagen nicht ganz in Abrede gestellt und eine erneute Untersuchung angekündigt[1].

Für *Paludina* beschreibt Erlanger zwei Anlagen, eine mesodermale für die Keimdrüse und eine ektodermale für die Ausführgänge. Die Nachuntersuchungen von Otto und Tönniges zeigen aber dann, daß die Keimdrüse zwar aus den Mesodermstreifen herzuleiten ist, daß diese aber Derivate des Ektoderms sind.

Für Lamellibranchier endlich gibt Ziegler bei *Cyclas* mesodermalen Ursprung an. Bei *Dreissensia* und *Cyclas* aber weist dann Meisenheimer (1901) ektodermale Herkunft der Geschlechtsorgane nach, und Harms beschreibt für die Unioniden das gleiche Verhalten. In letzter Zeit führte dann Herbers für *Anodonta* den Beweis, daß sich die Anlage der Geschlechtsorgane aus dem Mesoderm herleitet.

Während sich nun bei den Pulmonaten nach all den Angaben der verschiedenen Autoren der Geschlechtsapparat unabhängig von jeder anderen Organanlage bildet, finden wir nach Erlanger bei *Paludina* die Anlage im engsten Zusammenhange mit dem Perikard, insofern sich die Keimdrüse als Ausstülpung der Herzbeutelwand bildet. Otto und Tönniges finden außerdem noch engste Beziehung zur Niere, indem die linke rudimentäre Niere zum Ausführgang wird, während sich die Keimdrüse als Zellwucherung am linken Perikardzipfel anlegt. Die Anlage von Nieren, Herz, Perikard und Geschlechtsorganen ist also eine gemeinsame und wird aus Mesodermstreifen gebildet, die nach Erlanger entodermal, nach Otto und Tönniges ektodermal entstehen.

Zu den gleichen Resultaten kamen aber auch die verschiedenen Autoren bei den Lamellibranchiern. Aus einer gemeinsamen Anlage, sei sie mesodermal wie Ziegler für *Cyclas* und Herbers für *Anodonta* angeben, oder ektodermal bei *Cyclas* und *Dreissensia* nach Meisenheimer und für Unioniden nach Harms, entwickeln sich nacheinander

[1] Eine solche ist bis heute noch nicht erschienen.

Niere, Herz, Perikard und Genitalorgane. Also auch hier entstehen die Genitalorgane in enger Beziehung zur Bildung von Herz, Perikard und Nieren.

Im Anschluß an ihre Untersuchungen haben nun OTTO und TÖNNIGES eine vergleichende Tabelle über diese Verhältnisse bei den Mollusken gegeben, indem sie die von MEISENHEIMER (*Cyclas* 1901) aufgestellte etwas änderten und erweiterten. Darnach ist die zeitliche Reihenfolge der Bildungen aus gemeinsamer Anlage bei:

Paludina	Planorbis	Limax	Dreissensia	Cyclas
1) Niere	1) Niere	1) Niere	1) Niere	1) ausnahmsweise frühzeitige Sonderung der Genitalzellen
2) Herz und Perikard	2) Herz und Perikard	2) Herz und Perikard	2) Herz und Perikard	2) Niere
3) Genitalzellen	3) Genitalzellen (?)	3) Genitalzellen (?)	3) Genitalzellen	3) Herz und Perikard

Bei den beiden Vertretern der Pulmonaten ist die Herleitung der Genitalzellen aus der gleichen gemeinsamen Anlage als noch fraglich hingestellt. Die Untersuchungen von POETZSCH an Planorbis lassen die Entwicklung der Geschlechtsorgane unberücksichtigt. Für *Limax* hat MEISENHEIMER bei der Aufstellung seiner Tabelle erwähnt, daß für die Geschlechtsorgane der Beweis ihrer Herkunft aus der gleichen Anlage bis jetzt noch nicht erbracht sei. Ich habe es ja nun in vorliegenden Untersuchungen unternommen, diese Fragen eben für einen Pulmonaten klar zu stellen und glaube auch bereits hinlänglich gezeigt zu haben, daß sich die Geschlechtsorgane vollkommen unabhängig von der gemeinsamen Anlage von Niere, Herz und Perikard entwickeln. Die Herz-Perikardanlage beginnt sich in Herz und Perikard zu differenzieren, Nierenbläschen und Nierenausführgang haben sich bereits angelegt, wenn ventral von dieser Einstülpung des Ureters sich das Ektoderm von neuem einstülpt zur Bildung des Genitalapparates.

Für Lamellibranchier ist die gemeinsame Anlage von Niere, Herz, Perikard und Genitalorganen jetzt wohl sicher, zumal die Untersuchungen bei Unioniden (HARMS) und *Anodonta* (HERBERS) die gleichen Resultate lieferten. Wahrscheinlich ist es auch für die Prosobranchier,

wenn auch hier vielleicht erst noch weitere Vertreter hinsichtlich dieser Frage untersucht werden müßten. Für die Pulmonaten aber kann ich eine gemeinsame Anlage nicht annehmen, obgleich auch hier erst noch weitere Untersuchungen die letzten Zweifel beseitigen können.

Bei den Pulmonaten habe ich die einzelnen Angaben der verschiedenen Autoren betreffs der Herleitung der Anlage so ausführlich dargetan, um zu zeigen, daß außer den Untersuchungen für die Ausführgänge bei *Arion* (Heyder) keine positiven Tatsachen für die Ableitung aus diesem oder jenem Keimblatt angeführt sondern daß stets nur Vermutungen oder negative Befunde gegeben sind. Diesen gegenüber kann ich aber Positives anführen, wenn ich den gesamten Genitalapparat als einheitliche Ektodermeinstülpung entstehen sah.

V. Die äußeren Differenzierungen des Genitalapparates.

Verfolgen wir zunächst das weitere Schicksal des Genitalapparates. Wir haben gesehen, daß dieser sich zuletzt als wohlausgebildeter Gang darstellte, der von der Mantelhöhle fast geradlinig sich zur Magenwand erstreckte (Fig. 7). In der nun folgenden Entwicklungsperiode, die sich äußerlich durch die Torsion des Pallialkomplexes und innerlich durch die Verschiebung der Organe in den Fuß charakterisiert, erleidet der Genitalgang zwei, eben durch diese Entwicklungsvorgänge bedingte, wesentliche Veränderungen. Die Ausmündung des Genitalganges lag bis jetzt an der Stelle seiner Bildung, am hinteren Ende der Mantelhöhle. Durch die nun eintretende Torsion erleidet der gesamte Pallialkomplex eine Drehung nach rechts um 90°. Dabei kommt die Mündungsstelle des Genitalapparates, der Genitalporus, weiter und weiter seitlich und gleichzeitig etwas ventralwärts zu liegen. Schließlich rückt der Porus aus der Mantelhöhle heraus und liegt nach beendeter Drehung an der rechten Körperseite im Bereiche der nach außenhin noch kaum zur Kopfbildung vorgeschrittenen Mundmasse, also nach unten von der Mantelhöhle. Bei der Differenzierung des Kopfes wächst dieser Komplex nach vorn aus, und zugleich mit diesem Prozeß wird dann der Genitalporus nach vorn verschoben und erhält so seine definitive Lage an der rechten Seite des Kopfes, ein wenig hinter den Tentakeln.

Gleichzeitig mit dieser Lageveränderung der Ausmündungsstelle macht das Ende des Ganges, die Anlage der Zwitterdrüse, eine beträchtliche Verschiebung im Körper durch. Wir sahen, daß die Zwitterdrüsenanlage der Magenwand dicht anliegt dort, wo die Leberlappen in den Magen einmünden (Fig. 7). Dies ist nun aber auch annähernd die Lage, die diese Drüse beim erwachsenen Tier einnimmt; nur liegen

dort sämtliche Organe im Fuß, während sie zur Zeit der Anlage noch ganz außerhalb desselben, unterhalb der Schalendrüse, liegen. Den Prozeß dieser Lageverschiebung beschreibt MEISENHEIMER sehr genau und belegt ihn anschaulich mit Figuren (Textfig. 9—13 p. 618—620). Mit diesem Längenwachstum des Magens rückt aber auch die Zwitterdrüse, unverändert in ihrer Lage zum Magen, nach hinten. Erst wenn all die Prozesse dieser Lageverschiebungen und die Differenzierungen der verschiedenen Teile des Apparates längst beendet sind, verschiebt sich die Zwitterdrüse durch geringes Wachstum des ganzen Apparates und besonders durch ihr eigenes Längenwachstum noch ein wenig weiter nach hinten, so daß die Drüse schließlich an das Magenende auf den hinteren linken Leberlappen zu liegen kommt. Besonders erwähnen möchte ich noch, daß sich diese Streckung allmählich vollzieht und ich alle möglichen Übergangsstadien beobachten konnte. Auf all diesen Stadien aber konnte ich stets den Gang von seiner Mündung bis zu seinem Ende, das dann durch die hellen Geschlechtskerne charakterisiert war, kontinuierlich verfolgen, besonders zeigte sein Lumen niemals eine Unterbrechung. Die Anlage des gesamten Genitalapparates muß also als eine einheitliche angesehen werden.

In der Literatur finden wir über derartige Lageverschiebungen fast nichts, und es ist dies kaum verwunderlich, da in den meisten Fällen getrennte Anlagen der verschiedenen Teile des Apparates angenommen werden und diese dann am Ort ihrer späteren definitiven Lage entstehen sollen. Für *Oncidium celticum* beschreibt JOYEUX LAFFUIE die Entstehung der Zwitterdrüse rechtsseitig in der Nähe des Mantelrandes und diese wird dann durch die Torsion nach links unter den Magen verlagert. Über die Ausführgänge bleibt er zu unklar, da er die Weiterentwicklung der Geschlechtsorgane nicht untersucht hat.

ROUZAUD, der ja bei *Helix aspersa* den Genitalapparat aus einer einzigen ektodermalen Anlage entstehen läßt, bleibt ebenfalls unklar; sein »bourgeon primitif« liegt im Bereiche des Pallialkomplexes: »émané de la peau de la nuque«, oder »fixé à la paroi interne de la région nuquale«. Dieser ovale Zellkomplex wächst sehr rasch in die Länge, und sein freies Ende erreicht in wenig Tagen die Leber. Es schiebt sich also der Genitalgang zwischen die übrigen Organe, die, schon fertig ausgebildet, ihre definitive Lage innehaben.

Die einzige genauere Darstellung gibt HEYDER bei *Arion*, leider aber nur für die Mündungsstelle, da er den übrigen Geschlechtsapparat nicht berücksichtigt hat. Seine Darstellung deckt sich mit der meinen vollkommen. Die Einstülpung des Genitalganges vollzieht sich im

hinteren Teile der Mantelhöhle. Der Genitalporus wird dann durch die Drehung seitlich verlagert, so daß er außerhalb der Mantelhöhle und ventral von ihr zu liegen kommt.

Nach dieser allgemeinen Streckung stellt sich der Genitalapparat dar als ein langer gleichmäßig dünner Gang, der sich vom Ende des Magens bis zur rechten Kopfseite erstreckt. Er nimmt also seine definitive Lage bereits ein, und alle folgenden Differenzierungen bringen keinerlei Änderungen darin mit sich. Die ersten Differenzierungen, die sich nach außen hin an dem gleichmäßigen Gang geltend machen, betreffen die Zwitterdrüse. Diese wird etwas breiter und setzt sich als kleines ovales Gebilde deutlich gegen den Ausführgang ab (Fig. 10). Wenig später bemerken wir dann, daß der Gang in seiner vorderen Hälfte etwas breiter ist als in seiner hinteren, und das proximale Ende des verbreiterten Teiles schwillt ein wenig an, um dann ziemlich unvermittelt in den dünnen Teil des Ausführganges überzugehen. Fast gleichzeitig aber bildet sich auch am distalen Ende, kurz hinter dem Geschlechtsporus eine solche Anschwellung, und wir können jetzt unschwer die einzelnen, so geschiedenen Teile mit denen eines fertigen Genitalapparates identifizieren: am weitesten proximal die Zwitterdrüse. Der auf diese folgende dünne Teil des Ausführganges stellt den Zwittergang dar. Die proximale Anschwellung führt zur Bildung der Eiweißdrüse, aus der distalen Auftreibung geht der Penis hervor, der übrige Gang bildet den Spermovidukt.

So stellt sich dann der Genitalapparat auch bei einer eben ausgeschlüpften

zg

zd

Fig. 10.

Längsschnitt durch die Zwitterdrüse und Zwittergang aus einem Frontalschnitt durch einen Embryo vom 15. Embryonaltag. Die Drüse hat sich etwas verbreitert. Vergr.: 541,6.

Schnecke dar (Fig. 11*a*); er ist also im großen und ganzen in allen seinen Teilen angelegt. Die distale Anschwellung nimmt nun an der medianen Seite rasch zu, und nach kurzer Zeit sitzt dem Gang eine deutlich von ihm geschiedene Knospe auf (Fig. 11*b*). Die proximale Anschwellung wird während dieser Zeit nur wenig größer, und kaum merklich beginnt die eine Seite etwas auszusacken. Fig. 12*a* zeigt ein Situsbild des Genitalapparates in diesem Stadium, hier aber zieht von der Spitze der etwas schärfer ausgebildeten Penisanlage schon der Penisretraktor nach der gegenüberliegenden Körperwand.

Die Penisknospe wächst nun mehr und mehr schlauchförmig aus. Gleichzeitig tritt aber auch die Eiweißdrüse jetzt deutlicher als seitliche Aussackung auf. An ihrem distalen Ende allmählich in den Gang übergehend, setzt sie sich proximal scharf ab und beginnt sich gegen den Zwittergang zu vorzuwulsten (Fig. 13*a*). Die Zwitterdrüse hat an Größe beträchtlich zugenommen und zeigt bereits deutlich die beginnende Lappenbildung.



Fig. 11.

Anlage des Genitalapparates: *a*) eines eben ausgeschlüpften Tieres von 0,9 cm Länge. Penis und Eiweißdrüse als Anschwellungen. *b*) eines Tieres von 1,2 cm Länge mit Penisknospe. Vergr.: 15.

Die weiteren Differenzierungen machen sich zunächst im Bereich des Penis geltend. Zu ziemlicher Länge herangewachsen beginnt sich dieser jetzt in Windungen zu legen (Fig. 12*b*). Gleichzeitig damit schnürt sich an der Mündungsstelle in den Ausführgang vom Penis ein Gang ab, das Vas deferens. Diese Abschnürung schreitet nach der Spitze des Penis zu rasch vorwärts, während sie gleichzeitig auf den Ausführgang übergreift. So kommt es, daß die Mündungsstellen des Penis und des Vas deferens mehr und mehr auseinanderrücken (Fig. 13*b*). Die Windungen des Penis haben zugenommen, die Eiweißdrüse tritt jetzt ganz klar als Divertikel des Ausführganges hervor, mit proximal gerichtetem freien Ende. Die Lappenbildung der Zwitterdrüse ist noch deutlicher geworden.

Als letztes differenziert sich dann das Receptaculum seminis (Fig. 12*c*). Im Bereiche der Mündungsstelle des Vas deferens in den Ausführgang hat sich von letzterem ein kurzer, blind endender Gang abgeschnürt. Es ist dies das Receptaculum, das dann unmittelbar vor der Einmündung

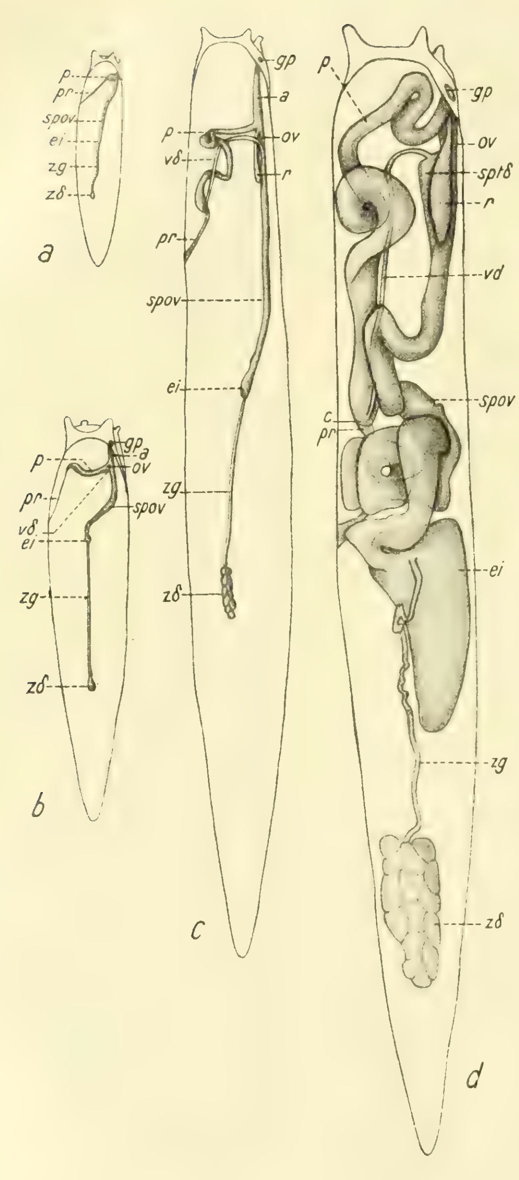


Fig. 12.

Situsbild des Genitalapparates: *a*) bei einem Tier von 1,4 cm Länge. Penisanlage mit Retraktor vorhanden. *b*) Bei einem Tier von 2,8 cm Länge, Das Vas deferens beginnt sich abzuschnüren. *c*) Bei einem Tier von 6,5 cm Länge. Das Receptaculum hat sich eben abgeschnürt. *d*) Bei einem Tier von 9 cm Länge. Der ganze Genitalapparat hat sich in Windungen gelegt. Vergr.: 2,1.

des Penis in das Atrium in den Ovidukt mündet. Wir sehen somit jetzt alle Teile des Genitalapparates entwickelt. Auf die ziemlich lang gewordene Zwitterdrüse (Fig. 14), die sich in zahlreiche Läppchen zerteilt hat, folgt der Zwittergang, der in den viel breiteren Spermovidukt übergeht. An der Übergangsstelle findet sich die Eiweißdrüse, die jetzt deutlich als Anhangsdrüse sich von den ausführenden Gängen absetzt. Im vorderen Bereich des Spermoviduktes beginnt sich dieser kurz vor dem Abgang des Vas deferens in Ovidukt und Spermatodukt zu trennen. Letzterer geht mit jäher Verschmälerung in das Vas deferens über, das sich an dem vielfach gewundenen Penis hinaufzieht. An der Mündungsstelle in den Penis bemerkt man eine Vorwölbung, die eine direkte Fortsetzung des Penisschlauches darstellt. Es ist dies das Coecum. Zwischen Ovidukt und Penis liegt das Receptaculum, das in den Ovidukt mündet. Das Atrium, das wir auf Fig. 12*c* noch

ziemlich lang fanden, hat sich jetzt schon merklich verkürzt und verschwindet im Laufe der Weiterentwicklung fast ganz.

Mit all diesen Differenzierungen ist natürlich eine Größenzunahme des gesamten Apparates verbunden. Wie aber die Situsbilder (Figg. 12*a*

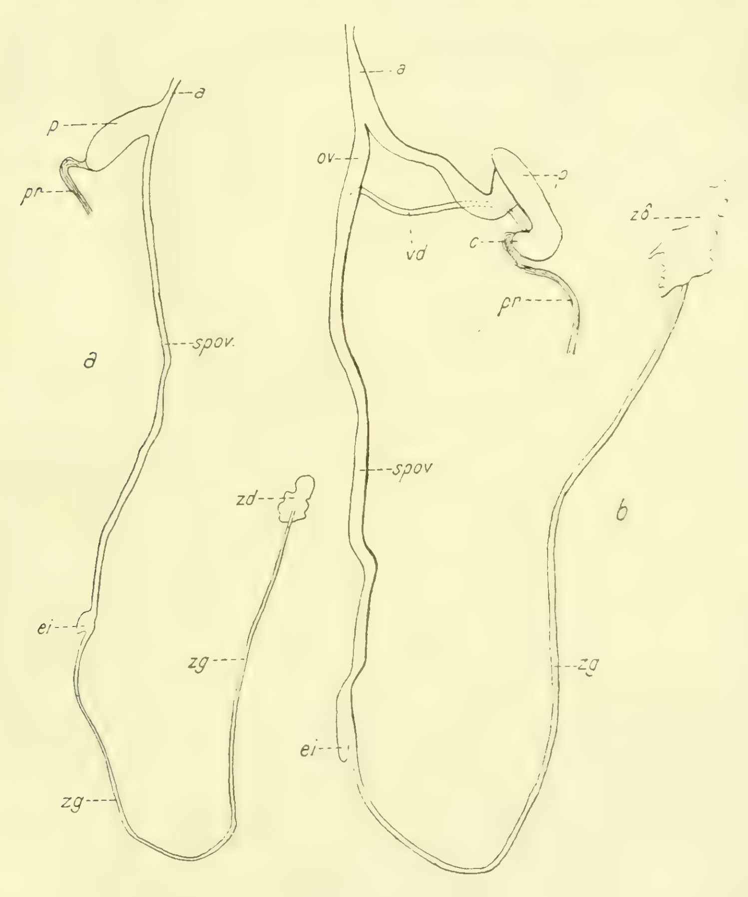


Fig. 13.

Genitalapparat: *a*) eines Tieres von 2 cm Länge, *b*) eines Tieres von 3 cm Länge. Das Vas deferens hat sich abgeschnürt, und der Penis beginnt sich in Windungen zu legen. Vergr.: 15.

bis *c*) klar erkennen lassen, steht diese Zunahme genau im Verhältnis zum Wachstum des ganzen Tieres. Genitalporus und Zwitterdrüse liegen stets an denselben Stellen im Körper und im Verhältnis zu den übrigen Organen. Erst jetzt beginnt, wie schon oben erwähnt wurde, die Zwitterdrüse sich etwas nach hinten zu verschieben, durchaus aber nicht im Verhältnis zur Größenzunahme der ausführenden Gänge.

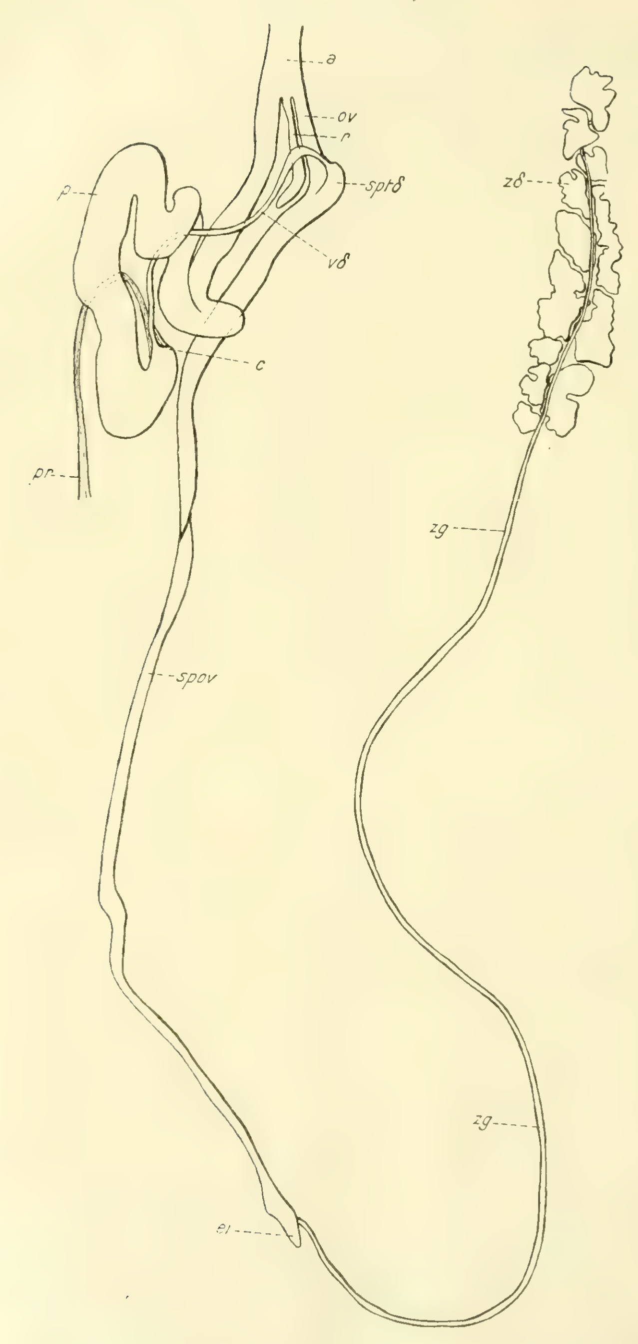


Fig. 14.
Genitalapparat eines Tieres von 4,5 cm Länge. Alle Teile des Apparates sind fertig ausgebildet.
Vergr.: 14,4.

Diese müssen sich also in Windungen legen[1]. So finden wir dann also bei einem fast erwachsenen Tier (Fig. 12*d*) den Zwittergang und den Spermovidukt vielfach gewunden. Der gesamte Genitalapparat hat beträchtlich an Größe zugenommen und zeigt in allen seinen Teilen bereits die definitive Gestaltung.

Was wir in der Literatur über diese Bildungsvorgänge finden, beschränkt sich auf ganz wenige Arbeiten. Demnach möchte ich mich hier ganz kurz fassen und erst im folgenden Teile der inneren Differenzierungen näher auf diese Befunde eingehen. Für *Lymnaeus* finden wir in den beiden Arbeiten von EISIG und KLOTZ keinerlei Abbildungen, die mit den von mir gegebenen einen Vergleich gestatten und ich werde deshalb auf ihre textlichen Darstellungen dieser Bildungen erst später zu sprechen kommen.

BROCK dagegen gibt eine ähnliche Serie (Taf. XXII—XXIII, Fig. 2—11) verschiedener Entwicklungsstadien in Totalbildern bei *Agriolimax*, wie ich sie hier gebracht habe, und PABST gibt in seiner Nachuntersuchung ebenfalls solche (Figg. 15, 17, 19, 20 Taf. 27), die mit den BROCKschen fast genau übereinstimmen. Nach ihm erfolgt die Anlage des Penis als Anschwellung des distalen Endes des »primären Geschlechtsganges«. Diese wird dann zu einer Penisknospe, die sich rasch »blindsackförmig« scharf gegen den Gang absetzt. Die Bildung der Eiweißdrüse hat er zwar nicht beschrieben, vermutet aber ganz richtig, daß der »Blindsack« am proximalen Ende des primären Geschlechtsganges an der Übergangsstelle zum Zwittergang zu deren Bildung führt. Nun soll aber nach ihm die Entwicklung der Eiweißdrüse erst spät auftreten, und erst in seiner Fig. 7 (Taf. XXII), also auf verhältnismäßig weit vorgeschrittenem Stadium bringt er eine Bezeichnung (*bl*) dieser Stelle. Ein Vergleich aber mit den Figuren der jüngeren Stadien zeigt deutlich, daß der primäre Gang an seinem proximalen Ende stets eine Anschwellung zeigt, und seine Fig. 2 (Taf. XXII) kann meiner Figur 11*a* gleichgestellt werden. Zwar fehlt die Verbindung zwischen Zwitterdrüse und Ausführgang, aber die Anschwellungen an beiden Enden dieses Ausführganges zeigen die Anlagen von Penis und Eiweißdrüse.

---

[1] Ich muß leider zugestehen, daß hier diese Entwicklungsreihe eine Lücke aufweist. Aber trotz zahlreicher Versuche ist es mir nicht gelungen, ein Zwischenstadium zu finden, das zwischen denen in den Figg. 12 *c* und 14 gezeichneten liegt. Trotzdem glaube ich, daß man die Art der Größenzunahme kaum anders deuten kann als ich es tat.

Die Bildung des Vas deferens erfolgt nun zwar in ganz anderer Weise, als Ausstülpung des Penis, zieht aber doch schließlich vom Spermovidukt am Penis hinauf zu dessen Ende. Weiter sehen wir in Brocks Figg. 7—11 den vorderen Teil des Ausführganges in zwei dicht nebeneinander gelegene Gänge gespalten, den »weiblichen und männlichen Gang«, die beide unmittelbar neben dem Penis in das Atrium münden. Daß der männliche Gang, der nach Brock nur embryonal auftreten soll, um dann »spurlos« zu verschwinden, in Wirklichkeit erhalten bleibt und zum Receptaculum seminis wird, haben schon Simroth (1887) und Semper nachgewiesen, und Brock hat dann (1889) seine Behauptung als irrig zurückgenommen. So entsteht also das Receptaculum auf die gleiche Weise wie bei *Limax*.

Und endlich finden wir die gleiche Verkürzung des Atriums.

Ganz ähnliche Figuren finden wir dann für *Arion* bei Pabst. Ein Penis fehlt hier, und es geht aus der distalen Anschwellung das obere Atrium hervor. Für die Eiweißdrüse finden sich zwar keine Abbildungen, doch wird sie als Ausstülpung des Ausführganges am Übergang zum Zwittergang beschrieben. Das Receptaculum zeigt sich in seinen Figuren (Figg. 10, 13 Taf. 26 und Figg. 16, 18 Taf. 27) ebenfalls vom Ausführgang abgeschnürt.

Es stimmen also meine Befunde im wesentlichen mit denen früherer Autoren überein.

VI. Die inneren Differenzierungsvorgänge.

Nachdem wir so kennengelernt haben, wie die einzelnen Teile des Genitalapparates im Laufe der Entwicklung in ihrer rein äußerlichen Gestaltung zutage treten, wollen wir jetzt die inneren Differenzierungen näher ins Auge fassen, die mit ebendiesen Bildungen zugleich oder ihnen voraus in Erscheinung treten. Hierbei werde ich aber der besseren Deutlichkeit halber jede Bildung von ihrer Anlage bis zu ihrer fertigen Ausbildung im Zusammenhang behandeln. Und ich glaube dies um so eher tun zu können, da ich ja im vorigen Abschnitt die Entwicklung der einzelnen Teile in ihrem gegenseitigen Zusammenhang untereinander dargestellt habe.

a) Zwitterdrüse.

Die erste Anlage der Zwitterdrüse haben wir schon kennen gelernt. Auf sehr frühem Stadium, wenn die Einstülpung, die zur Bildung des Genitalganges führt, noch kaum die Magenwandung erreicht hat, beginnen sich die Kerne am blinden Ende des Ganges in charakteristischer

Weise umzubilden (Figg. 8 und 9). Sie werden größer und heller, das Chromatin nimmt ab, und der Nucleolus tritt schärfer hervor. Nach kurzer Zeit ist die ganze Spitze des Ganges von solchen großen, hellen Kernen umgeben, in denen wir indifferente Geschlechtskerne zu sehen haben. Das blinde Ende des Ganges ist also zur spezifischen Anlage der Zwitterdrüse geworden. Bald nach diesen Differenzierungen beginnt sich das Lumen etwas zu erweitern (Fig. 10), und die Drüse setzt sich nunmehr deutlich gegen den ausführenden Gang ab. Die indifferenten Geschlechtszellen umgeben das Lumen in einer einfachen Schicht. Die Verbreiterung nimmt mehr und mehr zu, und beim Ausschlüpfen stellt sich die Drüse als längliches, keulenförmiges Gebilde dar (Fig. 16*a*). Das Epithel zeigt kaum Veränderungen gegen jüngere Stadien, nur die Kerne haben ihre runde Gestalt verloren und sind länglich oval geworden (Fig. 15*b*). Die weitere Entwicklung erfolgt nun ziemlich rasch. Die Fig. 15 zeigt in 2 Querschnitten durch den Zwittergang kurz vor der Einmündung in die Zwitterdrüse und durch diese selbst die bedeutende Größenzunahme des Lumens der Drüse; sie setzt sich immer schärfer gegen den Zwittergang ab. Das bis dahin gleichmäßige Lumen beginnt Ausstülpungen hervorzutreiben (Fig. 16*b*), die rasch an Umfang zunehmen. Sie führen zur Bildung der Drüsenlappen (Lobi). Nach außen machen sich diese Ausstülpungen durch immer mehr zunehmende Zerklüftung der Oberfläche bemerkbar. Die Figg. 16*c* bis *f* lassen dies klar erkennen. Die Ausstülpungen, Lobi, setzen sich schärfer gegen einen medianen Kanal ab, der die Fortsetzung des Zwitterganges darstellt und treiben dann ihrerseits erneute Ausstülpungen, die Acini, vor. So stellt schließlich die Zwitterdrüse eine ziemlich kompakte Masse dar, die aus einzelnen Lappen besteht, die wieder aus zahlreichen Läppchen (Acini) zusammengesetzt sind. Die histologischen Differenzierungen, die mit diesen Prozessen verbunden sind, bestehen im wesentlichen in der Ovo- und Spermatogenese. Diese Vorgänge sind für *Limax maximus* sehr genau von ANCEL untersucht worden. Bei meiner Nachuntersuchung bin ich zu ganz den gleichen

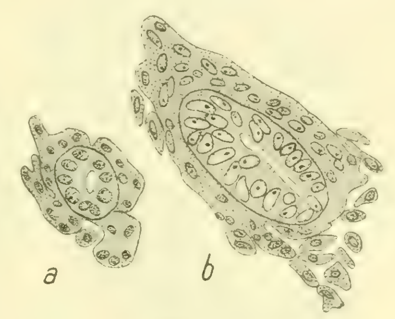


Fig. 15.
Querschnitte: *a*) durch den Zwittergang kurz vor seiner Mündung in die Zwitterdrüse, *b*) durch die Zwitterdrüse, die Verbreiterung gegenüber dem Zwittergang zeigend. Die Schnitte sind in Richtung der Pfeile *a* und *b* in Fig. 16*a* geführt. Vergr.: 541,6.

Resultaten gekommen. Aus dem einschichtigen indifferenten Keimepithel, dessen Elemente keinerlei morphologische Unterschiede erkennen lassen, bilden sich zunächst die männlichen Zellen: »Dans certains endroits«, des Drüsenepithels, »quelques-uns des éléments de cette assise deviennent plus volumineux, s'arrondissent et leurs noyaux, primitivement allongés, s'arrondissent eux aussi, les blocs chromatiques disparaissent .... Dans d'autres points ... la lumière est envahie par ces éléments arrondis, facilement reconnaissables à leur forme et à l'aspect de leur noyau ... Ce sont des éléments mâles.« Meine Fig. 17*a* zeigt, wie sich an der einen Seite die indifferenten Geschlechtskerne umwandeln. Die Kerne werden größer, heller und runden sich ab. Gleichzeitig teilen sie sich lebhaft und drängen mehr und mehr in das Lumen vor (Fig. 17*b*), um dies schließlich fast ganz zu erfüllen (Figg. 17*c*, *d*). In einer zweiten Periode erfolgt dann die Differenzierung der Nährzellen und weiblichen Zellen. »Les cellules de la couche périphérique ont augmenté de nombre ... et, dans le fond du cul-de-sac, elles sont disposées, suivant deux assis: l'une périphérique et l'autre centrale ... leurs [de l'assise centrale] noyaux ont gardé l'aspect primitif ... les éléments [de l'assise périphérique] ... plus ou moins volumineux et possèdent un noyau semblable à celui des éléments mâles ... Dès ce moment la glande génitale ... possède les trois espèces de cellules: des éléments mâles faisant saillie dans la lumière, tout autour d'eux une assise cellulaire formée par les éléments nourriciers et enfin, en dehors de ces derniers, entre eux et la paroi du cul-de-sac, des cellules sexuelles

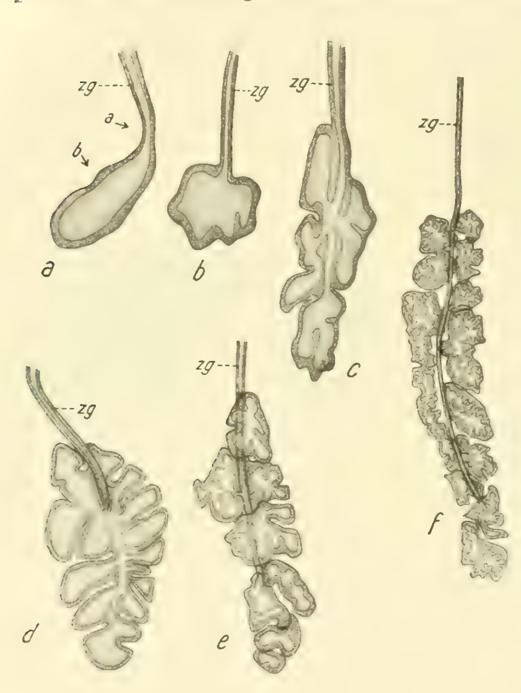


Fig. 16.

Die Formdifferenzierung der Zwitterdrüse: *a*) eines eben ausgeschlüpften Tieres. Die Pfeile *a* und *b* geben die Richtung der Schnitte in Fig. 15 an. *b*) Mit beginnender Ausstülpung der Lobi. *c*—*f*) verschiedene Stadien der Bildung der Lobi und Acini. Vergr.: 86,4.

qui sont des éléments femelles.« Ein derartiges Stadium zeigt Fig. 17*c*. Auf Fig. 17*b* war das Epithel, das nicht zur Bildung der männlichen Geschlechtszellen beiträgt, durchaus einschichtig geblieben. Jetzt aber wird dieses Epithel zweischichtig, und zwar beginnt dieser Prozeß am Grunde des Acinus nach dessen Spitze zu fortschreitend. Es hat sich eine innere Schicht von Nährzellen von einer peripheren

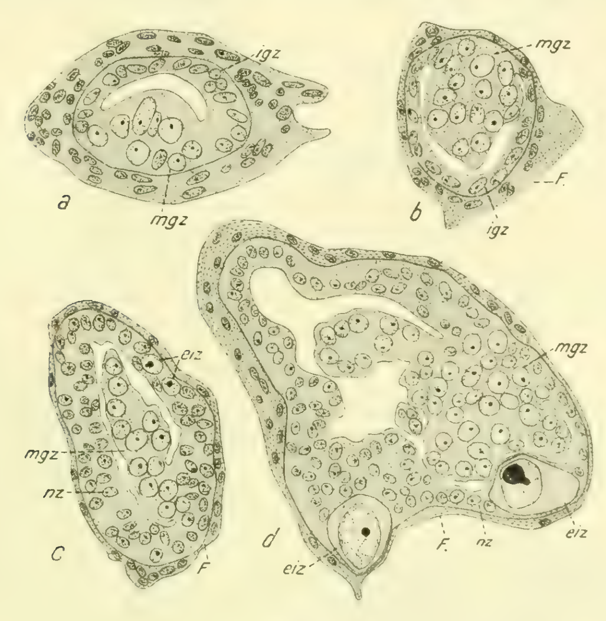


Fig. 17.

Querschnitte durch Lobi der Zwitterdrüse, die Differenzierung der Geschlechtszellen zeigend: *a*) Die männlichen Elemente beginnen sich zu differenzieren und erfüllen in *b*) bereits das Lumen, *c*) die Nährzellen und weiblichen Zellen geschieden. *d*) Ein Acinus mit 2 Eizellen. *F*. Fundus. Vergr.: 520.

getrennt. Diese letztere liefert die weiblichen Geschlechtszellen, die sehr bald durch ihre Größe und die Struktur ihrer Kerne hervortreten. In Fig. 17*d* sind dann die Eizellen schon zu bedeutender Größe herangewachsen. Das weitere Schicksal der Geschlechtszellen beschreibt Ancel nicht mehr. Auch ich habe unterlassen, dies zu tun, da mich derartige Untersuchungen zu weit über die Grenzen der Arbeit geführt hätten.

Die Mesodermzellen, die anfangs die Drüse in dichten unregelmäßigen Haufen umgeben, bilden dann bald eine kontinuierliche Hülle um dieselbe. Mit der allmählichen Vergrößerung der Lobi und Acini wird die Schicht dünner, die Kerne nehmen eine längliche, ovale

Gestalt an, und schließlich umzieht nur noch eine ganz dünne Bindegewebsschicht die Acini.

Die Angaben der Literatur über die Entwicklung der Zwitterdrüse lauten sehr übereinstimmend. Für *Lymnaeus* beschreiben sie Eisig und Klotz, für *Agriolimax agrestis* Brock, für *Arion* Pabst und für *Helix* spec. Rouzaud, Ancel und Buresch. Die Entwicklung erfolgt nach allen Angaben ziemlich rasch. Die Acini entstehen durch Ausstülpung des schon früh auftretenden Lumens. Nur Rouzaud und Brock beschreiben eine massive Anlage dieser Drüsenlappen. Bei ersteren entstehen die Lumina sehr bald darnach; Brock hingegen findet die Lumenbildung erst sehr spät. Auch darin stimmen alle Autoren überein, daß sich die Geschlechtsprodukte sehr früh differenzieren.

Betreffs der Literaturangaben über die Bildung der Geschlechtsprodukte muß ich auf die Angaben bei Ancel (1902) und Buresch verweisen, von denen besonders der letztere eine sehr gute Zusammenstellung gibt.

b) Der Zwittergang.

Die geringsten Umbildungen von allen Teilen des Genitalapparates erfährt der Zwittergang. Abgesehen von einer Größenzunahme, besonders in der Länge, bemerken wir nur einige geringfügige histologische Differenzierungen. Bei älteren Embryonen, etwa vom 15. bis 16. Embryonaltag, zeigt der Zwittergang ein sehr feines Lumen, umgeben von einem einschichtigen Epithel, dessen Kerne annähernd radiär gestellt sind (Fig. 18*a*). Das Lumen ist stellenweise so fein, daß es nur bei stärkster Vergrößerung wahrzunehmen war, und wurde dort oft nur von 4—5 Zellen umgeben. Aber auf allen Serien in allen Altersstadien konnte ich stets das Lumen kontinuierlich verfolgen und möchte darin einen erneuten Beweis für die einheitliche Anlage des Geschlechtsapparates erblicken.

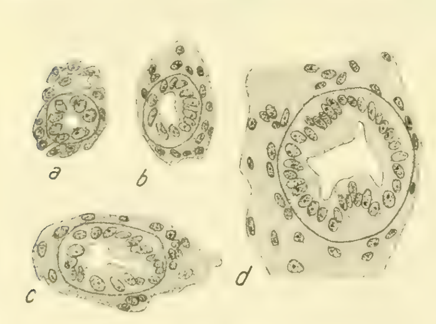


Fig. 18.

Querschnitte durch den Zwittergang: *a*) eines 15tägigen Embryo, *b*) eines eben ausgeschlüpften Tieres, *c*) und *d*) älterer Tiere. In *c*) beginnende Faltenbildung des Lumens. Vergr. : 520.

Das Lumen nimmt dann nur langsam an Weite zu. Die Einschichtigkeit des Epithels bleibt stets erhalten (Fig. 18*b*). Auf älteren Stadien,

wie sie Figg. 18*c* und 18*d* darstellen, beginnt sich das Epithel in Falten zu legen, die Kerne vermehren sich, werden länglich oval und rücken nach der Peripherie zu. Die bindegewebige Hülle geht aus unregelmäßigen, locker zusammenliegenden Mesodermalzellkomplexen hervor. In Fig. 18*d* zeigen sie etwas langgestreckte Gestalt; es sind diese Elemente in embryonale Muskelzellen übergegangen.

Eine wesentliche Differenzierung erfolgt nur ganz am distalen Ende des Zwitterganges im Bereiche der Eiweißdrüse, die Bildung der

Befruchtungstasche.

Wie wir aus Fig. 20*d* erkennen, wird an dieser Stelle das Lumen zunächst etwas weiter, um dann noch einmal auf ganz kurze Strecke wieder an Größe abzunehmen. Diese Ausbuchtung wölbt sich einseitig vor, und der Gang scheint an dieser Stelle eine rechtwinkelige Biegung zu machen (Fig. 20*f*). Die konvexe Seite dieses Knies beginnt sich mehr und mehr auszustülpen, und die Figg. 20*g* und *h* zeigen dann ein deutlich gegen den Zwittergang abgesetztes Divertikel, eben die Befruchtungstasche.

Die geringen Umbildungen des Zwitterganges im Verlauf der Entwicklung lassen es nicht verwunderlich erscheinen, daß sich in den wenigen Arbeiten, die sich mit der Entwicklungsgeschichte von Gastropoden beschäftigen (es sind die schon mehrfach angeführten Arbeiten von Eisig, Rouzaud, Brock, Klotz und Pabst) außer einigen Angaben über Größe und Länge nichts über den Zwittergang und seine Differenzierung findet. Das Lumen wird von allen als außerordentlich klein angegeben. Die Bildung der Befruchtungstasche, der Vesicula seminalis der älteren Autoren, ist überhaupt nicht erwähnt. Brock hat zwar für *Agriolimax* bei einem erwachsenen Tier die Vesicula seminalis beschrieben, ihre Entwicklung hat er aber nicht untersucht und glaubt nur, daß das proximale Ende des primären Ausführganges seine Anlage in sich schließen könnte.

c) Die Eiweißdrüse.

Die erste Andeutung einer Bildung der Eiweißdrüse finden wir bei Embryonen am 15.—16. Tage. Die vordere Hälfte des Genitalganges ist etwas dicker geworden und scheidet sich so als Spermovidukt von dem proximalwärts gelegenen feinlumigen Teile, dem Zwittergang. Doch ist noch überall ein gleichmäßig rundes Lumen vorhanden. Bald aber zeigt ein Schnitt durch das proximale Ende des Spermoviduktes ein mehr querovales Lumen (Fig. 19*a*). Die Kerne vermehren sich

stark, und wenn das Tier die Eihülle verläßt, zeigt sich an dieser Stelle schon eine erhebliche Verbreiterung des Lumens, wie in Fig. 19*b* zu sehen ist. Nach außen hin aber macht sich diese Verbreiterung als Anschwellung kenntlich. Fig. 20*a* stellt ein derartiges Stadium dar. Gleichzeitig aber erkennen wir, daß diese Anschwellung nach der einen

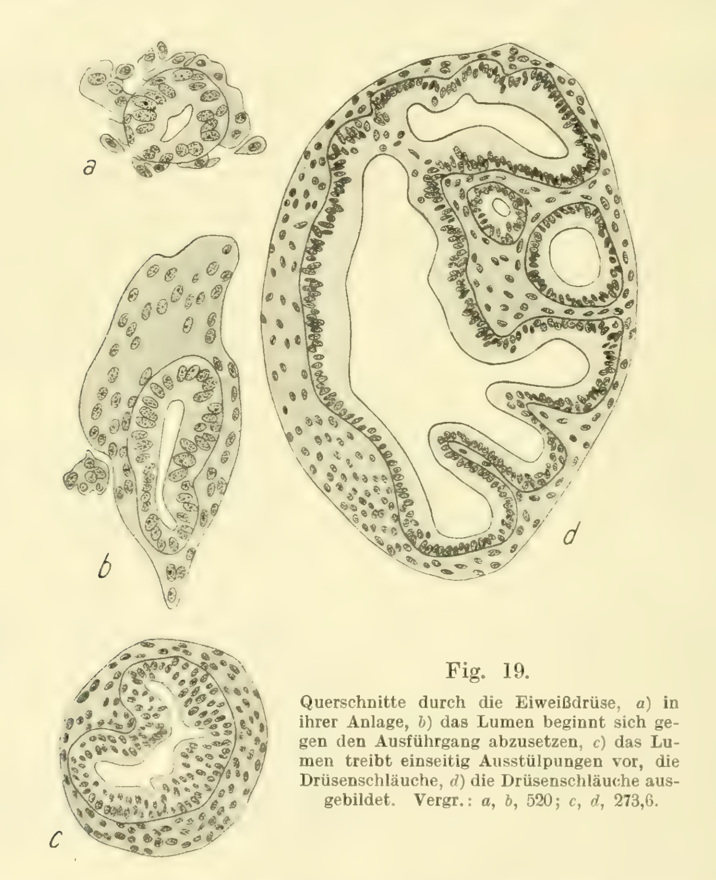


Fig. 19.

Querschnitte durch die Eiweißdrüse, *a*) in ihrer Anlage, *b*) das Lumen beginnt sich gegen den Ausführgang abzusetzen, *c*) das Lumen treibt einseitig Ausstülpungen vor, die Drüsenschläuche, *d*) die Drüsenschläuche ausgebildet. Vergr.: *a*, *b*, 520; *c*, *d*, 273,6.

Seite zu stärker ist, daß also die Bildung in Form einer Ausstülpung erfolgt, wie auch aus den beiden Figg. 20*b* und *c* deutlich wird. Die Fig. 20*c* zeigt, daß das Lumen der Drüse scharf gegen die Ausführgänge abgesetzt und sein proximales Ende dem Zwittergang zugekehrt ist. Aus den folgenden Figg. 20*d*—*f* geht dann klar hervor, wie sich die Drüse mehr und mehr ausstülpt und sich immer schärfer gegen den Zwittergang abhebt. Die bis jetzt ganz glatte Wandung beginnt nun während dieser letzten Vorgänge Ausstülpungen hervorzutreiben und zwar, wie ein Schnitt in Fig. 19*c* durch eine Eiweißdrüse zeigt,

nur auf einer Seite, nämlich der den Ausführgängen abgewandten. Diese Ausstülpungen führen zur Bildung der Drüsenschläuche. In der Fig. 20*g* ist dieser Vorgang schon wesentlich weiter fortgeschritten, und ein Schnitt in Fig. 19*d* durch ein etwas älteres Stadium zeigt, daß

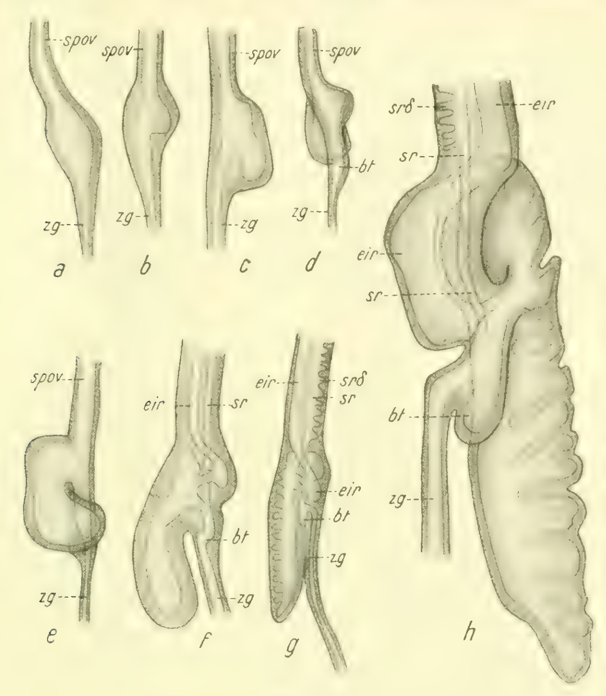


Fig. 20.

Die Formdifferenzierung der Eiweißdrüse: *a*) als Anschwellung des Ausführganges, *b*—*e*) fortschreitende Ausstülpung. *d*) Die erste Anlage der Befruchtungstasche. *e*) Die Drüse scharf gegen den Ausführgang abgesetzt. *f*) Befruchtungstasche tritt deutlicher hervor. Am proximalen Ende des Spermoviduktes die Verschiebung der beiden Halbrinnen. *g*) Die Drüsenschläuche angelegt. *h*) Größenzunahme und beginnende Lappenbildung. Vergr.: *a*—*f* 86,4, *g* und *h* 28.

diese primären Drüsenschläuche ihrerseits wieder Ausstülpungen hervortreiben. So entstehen in einem der Bildung der Acini bei der Zwitterdrüse analogen Prozeß die Läppchen der Eiweißdrüse. Aus Fig. 20*h* wird dann der Beginn dieser Lappenbildung an der Oberfläche kenntlich[1].

Die histologischen Differenzierungen während dieser Bildungsvorgänge sind sehr gering. Die Kerne, anfangs oval (Fig. 19*b*),

[1] Wie ich schon im vorigen Kapitel bei der Beschreibung der Bildung der Genitalorgane im Zusammenhang bei Tieren dieser Stadien erwähnt habe, fehlt mir hier leider ein Stadium, daß diese Herausbildung der Drüsenläppchen etwas weiter fortgeschritten zeigt. Auch findet gerade auf diesen Stadien die Differenzierung der embryonalen Zellen statt.

vermehren sich stark und nehmen eine schmale langgestreckte Form an. Gleichzeitig rücken sie mehr und mehr an die Peripherie[1]. Das umgebende Bindegewebe geht aus Mesodermzellen hervor und zieht schließlich nur als schmale Hüllschicht über die Drüsenlappen.

Die Angaben der Literatur über die Entwicklung der Eiweißdrüse sind gering, stimmen aber mit meinen Befunden überein. Eisig hat bei *Lymnaeus auricularis* die Ausbildung gar nicht beschrieben. Am proximalen Ende der Anlage für den Ovidukt und den oberen Teil des Vas deferens hat er eine kugelige Anschwellung gefunden (seine Fig. 15 Taf. XXV), die durch seitliche Einschnürung in einen viergelappten Körper übergeht (seine Figg. 16, 17 Taf. XXV), dessen weiteres Schicksal er nicht untersucht.

Ebenso untersucht Brock bei *Agriolimax* die Eiweißdrüse nicht. Er hat die Anlage richtig gesehen: »Am hinteren Ende des primären Geschlechtsganges an der Einmündungsstelle des Zwitterganges hat sich ein kleiner Blindsack ausgebuchtet.« Er untersucht aber das weitere Schicksal dieses Blindsacks nicht, sondern schreibt: »Diese Anschwellung ... ist«, nach früheren Autoren, »die Anlage der Eiweißdrüse und der Vesicula seminalis; ich selbst habe über die Entwicklung dieser ... Anhangsgebilde ... keine Beobachtungen aufzuweisen, zweifle indessen nicht, daß es sich in der That so verhalten wird.«

Rouzaud, auf den Brock verweist, hat bei *Helix* die Entwicklung beobachtet als Ausstülpung des proximalen Endes des Spermoviduktes (seine Fig. 4 Taf. I).

Klotz hat dann bei *Lymnaeus ovatus* die erste Anlage zwar nicht beschrieben, denn er findet bereits einen Gang mit seitlichen Ausstülpungen am proximalen Ende der Ausführgänge. Gleichwohl kann man aber annehmen, daß die Bildung ganz analog wie bei *Limax* vor sich geht. Die Weiterbildung erfolgt dann durch Zunahme der seitlichen Ausstülpungen.

Endlich finden wir für *Arion* bei Pabst einige Angaben. Die erste Anlage erfolgt am proximalen Ende des Spermoviduktes in einer Verbreiterung des Lumens, die dann zu einer seitlichen Ausstülpung führt. Die Drüsenfollikel aber bilden sich dadurch, daß sich die Kerne stark vermehren und das Epithel in das Lumen der Drüse vortreiben, das dann nicht mehr rund, sondern queroval erscheint.

[1] Siehe Fußnote auf S. 523.

d) Der Spermovidukt.

Die Figg. 21*a*—*f*, die uns die Differenzierungen des Spermoviduktes zeigen, sind alle aus dessen oberen, proximalen Teile genommen, weil hier diese Bildungen klarer und nicht durch die gleichzeitige Entstehung



Fig. 21.

Querschnitte durch den oberen Teil des Spermoviduktes: *a*) eines eben ausgeschlüpften Tieres. *b*) Die Falte beginnt sich zu erheben, die das Lumen in die Halbrinnen teilt. *c*) Die Anhangsdrüse der Samenrinne beginnt sich auszustülpen. *d*–*e*) Größe und Zahl der Anhangsdrüsen nehmen zu. *f*) Das Epithel zeigt die ersten histologischen Differenzierungen. Vergr.: 487,5.

des Receptaculum seminis am distalen Ende kompliziert sind. Als die ersten Anzeichen, die zur Bildung des Spermoviduktes führen, müssen wir Differenzierungen betrachten, die bei Embryonen vom 13.—14. Embryonaltag entstehen. Bis dahin zeigt der Genitalgang an allen Stellen ein gleiches Lumen, dessen Epithel durchschnittlich aus etwa 5 Zellen gebildet wird. Jetzt aber wird das Lumen in der vorderen Hälfte etwas

weiter, sein Epithel besteht aus etwa 8—10 Zellen, und wir können jetzt den Genitalgang trennen in einen proximalen Teil, den Zwittergang, mit der Zwitterdrüse an seinem Ende, und einen distalen Teil, den primären Ausführgang. Dieser letztere läßt dann an seinen beiden Enden die Eiweißdrüse und den Penis entstehen. Der zwischen beiden Bildungsstellen gelegene Teil des primären Ausführganges muß dann als der Spermovidukt betrachtet werden. Diese Differenzierung ist bei Tieren, die eben ausgeschlüpft sind, beendet (Fig. 11*a*). Das Lumen des Spermoviduktes, zunächst im Querschnitt ganz rund, nimmt jetzt mehr querelliptische Gestalt an (Fig. 21*a*). Die Epithelzellen vermehren sich stark und lassen so auf der ventralen Seite eine Falte des Epithels in das Lumen hervorspringen. Fig. 21*b* zeigt den Beginn dieses Vorganges, der dann in den Figg. 21*c*—*f* immer klarer hervortritt. Im proximalen Teil nun erreicht diese Einstülpung nie die gegenüberliegende Wand, und das Lumen wird durch diese Falte stets nur in zwei Halbrinnen getrennt, die Eirinne und die Samenrinne. Auf einem Schnitt, wie ihn Fig. 21*b* zeigt, findet man zwar diese beiden Halbrinnen bereits angedeutet, aber weder histologisch noch morphologisch kann man feststellen, welche der beiden Halbrinnen zur Ei-, welche zur Samenrinne wird. Von dem Augenblick an aber, wo sich zum ersten Male die Anhangsdrüsen der Samenrinne, die Prostatadrüsen älterer Autoren, zeigen, kann über die Zurechnung der Anlagen kein Zweifel mehr bestehen. Die Anhangsdrüsen entstehen in Form von Ausstülpungen des Lumens, zunächst klein und in geringer Zahl (Fig. 21*c*), dann aber rasch an Größe und Zahl zunehmend, sich ihrerseits verästelnd (Figg. 21*d* und *e*). Die Eirinne macht keinerlei Umbildung durch und zeigt stets ein glattes, länglich ovales Lumen. Im distalen Teil geht die Bildung der beiden Halbrinnen zunächst ganz ebenso vor sich. Hier aber erreicht die Falte schließlich die gegenüberliegende Wand, verschmilzt mit ihr, und die beiden Halbkanäle werden so zu zwei vollkommen gegeneinander abgeschlossenen Kanälen. Der Schnitt in Fig. 21*e* ist nur wenig proximal der Stelle geführt, wo diese Trennung erfolgt. Beide Halbrinnen stehen hier nur noch durch einen engen Spalt in Verbindung, und es ist unschwer zu erkennen, wie dann die Verschmelzung der Falte mit der gegenüberliegenden Wand erfolgen wird. Der Spermovidukt ist nun also in Ovidukt und Spermatodukt getrennt. Beide Kanäle liegen freilich noch in einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle, und nur im vordersten Viertel tritt dann eine nach außen hin sichtbare Abschnürung ein (Figg. 14 und 12*d*).

Mit einigen Worten muß ich noch auf das proximale Ende des

Spermoviduktes zu sprechen kommen. Hier tritt nämlich eine durch die Einmündung der Eiweißdrüse bedingte konstante Lageverschiebung beider Halbrinnen ein. Die Samenrinne zieht geradlinig an der Ventralseite fort und geht direkt in den Zwittergang über. Die Eirinne aber macht kurz vor der Einmündung der Eiweißdrüse eine Drehung von 180° um die Samenrinne und kommt so, sich über letztere hinwegschiebend, auf die andere Seite derselben zu liegen. Die Öffnung in die Drüse erfolgt dann an der der Falte gegenüberliegenden Wand (Figg. 20*f*—*h*).

Histologisch treten erst gegen Ende der eben beschriebenen Vorgänge merklichere Differenzierungen des Epithels ein. Die Kerne haben sich nur stark vermehrt und zeigen eine längliche schmale Form. Das Epithel der Eirinne wird nun bedeutend dicker, die Kerne haben sich sehr vermehrt, liegen in doppelter Schicht übereinander und rücken in ihrer Gesamtheit an die Peripherie. Das Epithel läßt die drüsige Natur der Eirinne bereits erkennen (Fig. 21*f*). Das Epithel der Samenrinne ändert sich wenig. Die Kerne werden noch etwas länger und schmäler; es tritt die Form eines hohen Zylinderepithels hervor. Das Epithel der Anhangsdrüse hat aber schon durchaus den Charakter des späteren Drüsenepithels angenommen. Die Kerne haben sich ganz abgerundet und verlagern sich an die Peripherie (Fig. 21*f*).

Das all diese Kanäle umhüllende Gewebe geht wieder aus Mesodermzellen hervor. Die Kerne zeigen dann etwas längliche Gestalt, die ersten Anzeichen der Muskelbildung.

Ehe ich nun die Literatur betreffs dieser Bildungen anführe, möchte ich vorerst noch eine weitere Anlage beschreiben, die gleichzeitig mit der Bildung des Spermoviduktes und im unmittelbaren Zusammenhang mit ihr erfolgt. Es ist dies die Differenzierung des

e) Receptaculum seminis.

Der Verlauf der Differenzierung des Receptaculums ist ein außerordentlich schneller. Wenn im Spermovidukt die erste Andeutung der Faltenbildung, die zur Trennung in Ei- und Samenrinne führt, zu erkennen ist (Fig. 22*a* f_1), beginnt sich dorsal, etwas seitlich, eine zweite vorzuwölben (Fig. 22*a* f_2), die außerordentlich schnell größer wird, sehr bald die gegenüberliegende Wand erreicht und so das Lumen in zwei ungleich große Kanäle teilt. Beide Kanäle liegen zunächst dicht beieinander (Fig. 22*b*). Sie werden dann getrennt, indem sich das Hüllgewebe dazwischen schiebt (Fig. 22*c*). Zuletzt beginnt sich das Receptaculum samt seiner Hülle völlig vom Spermovidukt zu lösen.

Die Kerne des Hüllgewebes ordnen sich in ringförmigen Zonen um die beiden Kanäle, und an der Stelle der späteren Durchschnürung beginnen sie auseinander zu rücken (Fig. 22*d x*). Das Totalbild, wie es in Fig. 12*c* dargestellt ist, zeigt diesen Vorgang vollendet, und beide Gänge liegen dicht nebeneinander, jeder mit seiner besonderen Hülle.

Die Lage des Receptaculums beim erwachsenen Tier, und die verhältnismäßig geringe Größe beweisen natürlich von selbst, daß die Bildung nur im vordersten Bereich des Spermoviduktes erfolgen kann. Bemerkenswert aber ist, daß diese Anlage nicht im ganzen Verlauf ihrer Länge gleichzeitig auftritt. Vielmehr beginnt die Abschnürung am proximalen Ende und schreitet allmählich nach dem distalen Ende zu fort. Die beiden Figg. 23*a* und *b*, die nach Totalpräparaten gezeichnet sind, werden diesen Vorgang noch klarer machen. In Fig. 23*a* ist im obersten Drittel die Abschnürung beider Kanäle gegenseitig bereits erfolgt, im mittleren Teile läßt eine dunkle, etwas verschwommene Linie die Faltenbildung erkennen, also beide Kanäle noch in offener Verbindung, im unteren Drittel dagegen ist überhaupt noch nichts von einer Faltenbildung zu erkennen. In Fig. 23*b* aber ist dann die Abschnürung auf der ganzen Strecke erfolgt. Jetzt aber tritt in dem breiteren Lumen des Spermoviduktes diese dunkle Linie auf. Sie ist nichts anderes als die Falte, die Ei- und Samenrinne trennt. Ein Schnitt durch ein solches Stadium (Fig. 22*d*) zeigt in der Tat, daß erst nach erfolgter Abschnürung des Receptaculums die Falte, die zur Bildung von Ei- und Samenrinne führt, schärfer hervortritt.



Fig. 22.

Querschnitte durch den unteren Teil des Spermoviduktes mit dem Receptaculum: *a*) Das Receptaculum beginnt sich abzuschnüren. *b*) Die Durchschnürung ist eben erfolgt. *c*) Beide Kanäle trennen sich. *d*) Die äußere Durchschnürung angedeutet bei x. f_1 die Falte, die Ei- und Samenrinne trennt. f_2 die Falte, die das Receptaculum abschnürt. Vergr.: 487,5.

Histologisch sind kaum irgendwelche Differenzierungen zu bemerken. Die anfangs unregelmäßiger gelagerten Kerne ordnen sich

an der Peripherie zu einer regelmäßigen Schicht und deuten so das hohe Zylinderepithel an.

Es wird jetzt der Ort sein, darzutun, was wir in der Literatur über die Ausbildung dieser beiden Organe des Geschlechtsapparates finden. Für *Lymnaeus* geben uns die beiden Arbeiten von Eisig und Klotz Aufschluß. Eisigs Angaben, die nur auf Beobachtungen am Totalpräparat beruhen, sind sehr dürftig. Die gemeinsame Ovidukt-Prostataanlage teilt sich an ihrem distalen Ende in zwei Gänge, entsprechend dem Ovidukt und der Prostata. Über die Art der Spaltung sagt er gar nichts, ebenso wie jegliche Angaben über die Bildung des Receptaculums fehlen. Nach Klotz erfolgt die Spaltung von Ovidukt und Prostata durch Abschnürung, indem von der Dorsalseite her eine Falte hervorwuchert. Da bei diesem Süßwasserpulmonaten die Trennung von Ovidukt und Spermatodukt bis zur Eiweißdrüse geht, verschmilzt diese Falte natürlich überall mit der gegenüberliegenden Wand des Kanals. Die Anhangsdrüsen des Samenleiters sind nach Klotz für *Lymnaeus* ganz anderer Art wie für *Limax*, insofern ihnen jedes Lumen fehlt. Ihre Bildung erfolgt daher nicht als Ausstülpung des Spermatoduktes. Die Anlage des Receptaculums hat er nicht beobachtet,

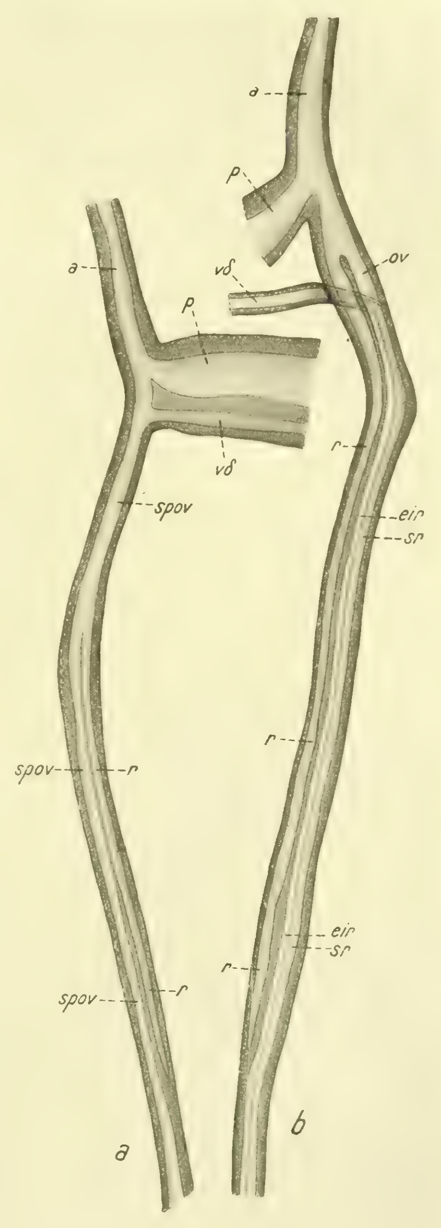


Fig. 23.

Das distale Ende des Genitalapparates: *a*) Das Receptaculum schnürt sich vom Spermovidukt ab, am proximalen Ende beginnend. *b*) Die Abschnürung ist erfolgt. Im Spermovidukt die Falte, die Ei- und Samenrinne trennt. Vergr.: 86,4.

sein frühestes Stadium zeigt beide Lumina nebeneinander, aber schon vollkommen getrennt. Er schreibt: »Einen Zusammenhang der Lumina am proximalen Ende habe ich leider niemals konstatieren können, was ich um so mehr bedauere, weil man so über die Art des Wachstums des Receptaculums doch noch im Zweifel sein kann.« Er vermutet aber dann auf Grund der Beobachtungen von ROUZAUD und BROCK und seiner eigenen über die Abschnürung von Ovidukt und Prostata, »das Receptaculum sei ein Längsspaltstück des Uterus«. Die Abschnürung scheint dann am proximalen Ende zu beginnen.

Für *Helix* gibt ROUZAUD die Bildung von Eileiter, Samenleiter und Receptaculum an als Abschnürungen von einem gemeinsamen primären Gang: »On remarquera que deux lignes claires et parallèles commencent à se montrer.... Les deux lignes claires ont été remplacées par deux fentes, qui ont séparé la région moyenne du bourgeon primitif en trois cordons pleins qui sont les premiers états du canal déférent, de l'uterus ou oviduct et de la poche copulatrix.« Ich möchte nun annehmen, daß ROUZAUD, der seine Beobachtungen an Totalpräparaten machte, die Vorgänge richtig gesehen, aber falsch gedeutet hat. Meine Fig. 23*a* zeigt ebenfalls zwei helle Linien, diese aber entsprechen zwei Lumina. ROUZAUD hat also zunächst nur die Abschnürung des Receptaculums vom Spermovidukt beobachtet, seine »fente utéro-copulatrix« entspricht dem Lumen des Receptaculums, die »fente utéro-déférent« dem Lumen des Spermoviduktes. Etwas unklar bleibt nun zwar zunächst, wie die von ROUZAUD beobachtete Bildung des »canal déférent« zu erklären ist. Doch möchte ich hier auf den folgenden Abschnitt, die Bildung von Penis und Vas deferens verweisen. Am proximalen Ende des Spermoviduktes hat er dann richtig zwei Halbrinnen beschrieben, die Bildung derselben gibt er aber nicht an. Die Anlage der Anhangsdrüse der Samenrinne gibt er als solid an, sekundär erfolgt die Lumenbildung und die Verbindung des Lumens mit der Samenrinne. Wieder möchte ich lediglich einen Beobachtungsfehler vermuten und annehmen, daß sich die Drüsenschläuche auch hier als Ausstülpungen anlegen.

Für *Agriolimax* stimmen BROCKS Befunde fast genau mit meinen überein. Die von ihm als »männlicher Gang« bezeichnete Abschnürung führt, wie schon SEMPER richtiggestellt hat, zur Bildung des Receptaculums. Die Abschnürung erfolgt durch eine Falte, die der gegenüberliegenden Wand entgegenwächst und am Berührungspunkt mit ihr verschmilzt. Der »weibliche Gang« entspricht dann dem Spermovidukt, der sich durch eine erneute Faltenbildung in Ei- und Samenrinne zerteilt. Die Bildung der Anhangsdrüse der Samenrinne

erfolgt durch Ausstülpung. Die von BROCK als Anlage des Receptaculums gedeutete Ausstülpung am Penis ist, wie SEMPER zeigt, nur ein drüsiges Anhangsgebilde des Penis. Abweichend ist lediglich, daß die Abschnürung des Receptaculums vom distalen Ende nach dem proximalen Ende zu fortschreitet, während ich es umgekehrt beobachtet habe.

Für *Arion* endlich kommt PABST zu fast den gleichen Resultaten. Das Receptaculum schnürt sich vom Spermovidukt ab und zwar auch distal beginnend. Der Spermovidukt wird dann durch zwei, eine ventrale und gleichzeitig eine dorsale, in das Lumen vorspringende Falten in die Ei- und die Samenrinne getrennt. Die Bildung der Anhangsdrüse der Samenrinne hat er dann allerdings nicht beschrieben.

f) Penis und Vas deferens.

Die erste Anlage des Penis finden wir bei Tieren kurz vor dem Verlassen der Eihülle. Hier zeigt sich am distalen Ende des Spermovidukts eine Verbreiterung des Lumens. Ein Schnitt durch diese Stelle zeigt das Lumen mit querelliptischer Form (Fig. 24*a*); das erste Anzeichen einer beginnenden seitlichen Ausstülpung. Die Figg. 25*a* und 24*b* — letztere ein Schnitt durch Fig. 25*a* in der Richtung des Pfeiles — zeigen dann die Verbreiterung bereits scharf ausgeprägt. Die Ausstülpung nimmt nun rasch zu, und die Penisanlage sitzt dann knospenförmig dem Ausführgang an, scharf gegen diesen abgesetzt (Fig. 25*b*). So ist jetzt der Ausführgang geschieden in das Atrium, distal vom Penis bis zum Genitalporus, und den eigentlichen Spermovidukt proximalwärts. Die Penisknospe wächst jetzt rasch in die Länge (Figg. 25*c*, *g*, *i*). Während dieser Wachstumsvorgänge legen sich aber zwei weitere Teile des Geschlechtsapparates an. Zunächst von untergeordneter Bedeutung der Penisretraktor. Die Elemente des die Spitze des Penis umgebenden Hüllgewebes beginnen lang auszuwachsen, treten mit Mesodermzellen, die in embryonale Muskelzellen übergegangen sind, in Verbindung und bilden so den Penisretraktor, der schließlich an der gegenüberliegenden Körperwand sich anheftet.

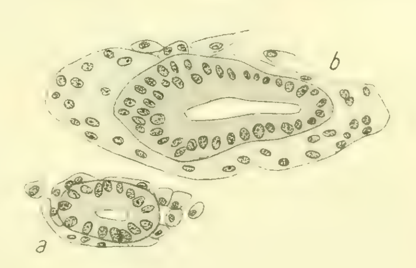


Fig. 24.

Querschnitte: *a*) Durch das distale Ende des Ausführganges eines 17tägigen Embryo. *b*) Durch die Penisanschwellung; der Schnitt in Richtung des Pfeiles auf Fig. 25*a* geführt. Vergr.: 520.

Weit wichtiger aber ist die Bildung des Vas deferens. Diese erfolgt durch Abschnürung vom Penis. Die Fig. 26*a* läßt erkennen, daß die Art der Abschnürung analog der des Receptaculums vom Spermovidukt ist. Der ganze Vorgang verläuft außerordentlich schnell, aber nicht gleichzeitig in der ganzen Ausdehnung seines Verlaufes. Vielmehr beginnt er an der Einmündung des Penis in den Ausführgang und zwar an der

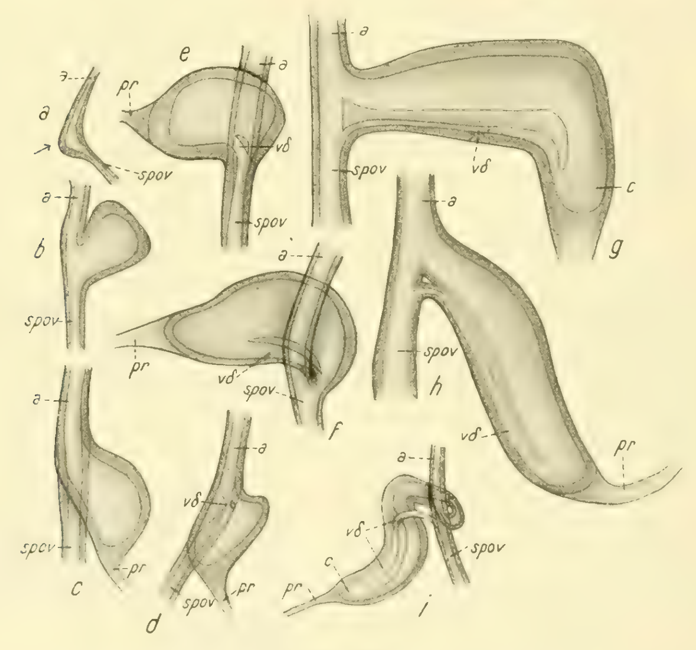


Fig. 25.

Die Entwicklung von Penis und Vas deferens: *a*) Die Penisanschwellung; der Pfeil zeigt die Richtung des Schnittes in Fig. 24*b* an. *b*) Die Penisknospe. *c*) Die Penisanlage wird größer. Am proximalen Ende ist der Penisretraktor angelegt. *d*) Am distalen Ende des Penis beginnt sich das Vas deferens abzuschnüren. *e—f*) Größenzunahme und fortschreitende Abschnürung des Vas deferens. *g*) Der Penis ist größer geworden. Das Vas deferens ist fertig abgeschnürt. Das proximale Ende ist zum Coecum geworden. *h*) Das Vas deferens beginnt sich am distalen Ende vom Penis abzuspalten. *i*) Das Vas deferens ist zur Hälfte abgespalten. Vergr.: *a—h* 86,4, *i* 14,4.

dem Spermovidukt zugekehrten Seite (Fig. 25*d*) und schreitet rasch nach der Spitze des Penis zu fort (Figg. 25*e*, *f*, *h*). Schließlich ist das Lumen der Penisanlage fast in seinem ganzen Verlauf in zwei ungleiche Kanäle gespalten (Figg. 25*h*, 26*b*). Die Spaltung geht nicht bis zum äußersten Ende durch, und dies ungespaltene Lumen wird zum Coecum. Nachdem nun die Spaltung beendet ist, setzt die äußere Durchschnürung ein, ebenfalls, wie aus den Figg. 25*h* und *i* zu erkennen ist, am distalen Ende des Penis beginnend nach dem proximalen Ende zu fortschreitend. Gleichzeitig greift aber diese Abschnürung auf

den Spermovidukt über (Fig. 12*c*), wenn auch nur für ein ganz kurzes Stück. So rücken dann die Mündungsstellen des Penis und Vas deferens, die anfangs dicht beieinander liegen, mehr und mehr auseinander (Fig. 25*i*). Aus Fig. 23*b* geht dann hervor, daß das Vas deferens schließlich in eine der beiden Halbrinnen übergeht. Daß diese die Samenrinne ist, ist an und für sich mit Rücksicht auf die spätere physiologische Funktion ganz natürlich, wird aber außerdem sofort klar, wenn die Anhangsdrüsen sich entwickeln. In Fig. 28 ist dies der Fall; hier beginnt sogar schon der Spermatodukt sich vom Ovidukt zu trennen, und man sieht, wie das Vas deferens ganz unvermittelt in den wesentlich breiteren Samenleiter übergeht.

Das Epithel der Penisanlage (Fig. 26*a*) zeigt zunächst keinerlei Besonderheiten; es stellt eine normale Schicht embryonaler Zellen dar. Nun beginnen sich die Kerne stark zu vermehren und verlagern sich nach der Peripherie. An der einen Seite des Schlauches aber wird das Epithel mehrschichtig (Fig. 26*b* *hk*) und wölbt sich gegen das Lumen vor (Fig. 26*c*). Diese Vorwölbung ist die erste Anlage des für den Penis der Limaciden charakteristischen Hautkammes. Mehr und mehr wird diese Verdickung zu einer in das Lumen vorspringenden Falte insofern, als jetzt auch die bindegewebige Hülle an ihrer Bildung teilnimmt (Figg. 27*a* und *b*). Aus Fig. 28 geht schließlich hervor, wie dieser Hautkamm am distalen Ende des Penis als kleine Falte beginnt, nach dem proximalen Ende zu mehr und mehr an Ausdehnung zunimmt und im Coecum seine bedeutendste Größe erreicht.

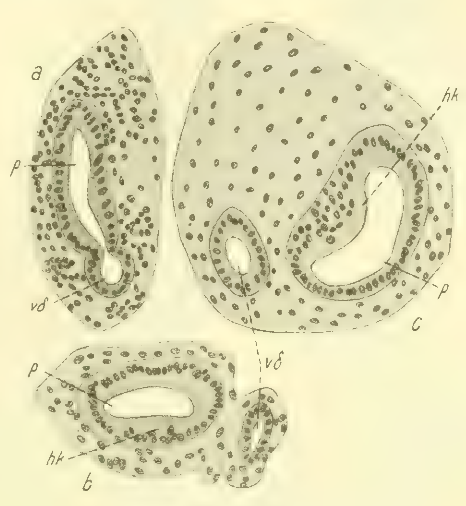


Fig. 26.

Querschnitte durch den Penis: a) Mit beginnender Abschnürung des Vas deferens. *b*) Das Vas deferens ist abgeschnürt. Das Epithel des Penis zeigt die ersten Anfänge der Bildung des Hautkammes. *c*) Der Hautkamm wölbt sich in das Lumen vor. Vergr.: 487,5.

Von den Angaben der Literatur kommt meinen Befunden am nächsten die Darstellung Rouzauds für *Helix aspersa*. Der Penis, sein »bourgeon pénial« entsteht als seitliche Knospe des bourgeon primitif, die sich rasch vergrößert: »On voit ensuite le premier bourgeon

secondaire s'aplatir et présenter dans son intérieur un espace clair. Cette nouvelle partie claire deviendra bientôt une fente complète, laquelle séparera sans jamais atteindre le sommet de l'ébauche le bourgeon pénial en deux portions distinctes et paralèlles. — La portion inférieure est la plus large [pénio-virgale]; l'autre plus étroite [pénio-déférente] . . . .«. Unter »pénio-déférente« müssen wir wohl ohne Zweifel das Vas deferens verstehen, das sich also vom Penis abschnürt. Nun soll am bourgeon primitif durch die »fente utéro-déférente« ein »canal déférent« vom Ovidukt getrennt werden. Hier schreibt er: »La fente utéro-déférente... ne tardera pas à pénétrer dans le bourgeon pénial« und an anderer Stelle: »La région pénio-déférente semblera continuer inférieurement le canal déférent«. Die Abschnürung des Vas deferens greift also auf den Spermovidukt über. Ich glaube nun, daß wir unter »canal déférent« nicht das eigentliche Vas deferens verstehen dürfen, wie es z. B. Pabst annahm, sondern daß er der Samenrinne entspricht, die sich ja nur im distalen Teile als Vas deferens von der Eirinne löst. Nun habe ich aber im vorigen Abschnitt die Vermutung geäußert, Rouzaud habe die beiden Lumina des Receptaculums und des Spermoviduktes für Zellschichten angesehen, die dann drei Anlagen trennen würden. Er beschreibt nun diese Anlagen zunächst als solid, die Lumenbildung erfolge dann »par écartement cellulaire«. Betrachten wir jetzt

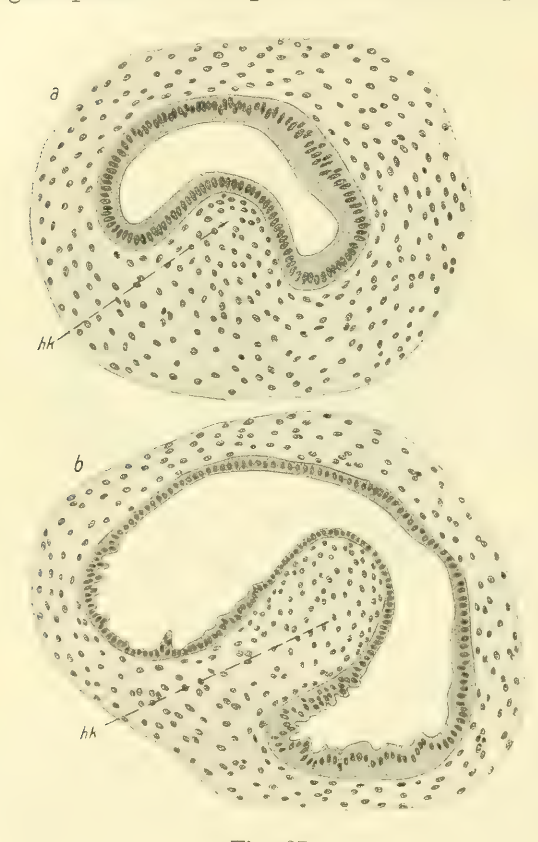


Fig. 27.

Querschnitte durch den Penis: *a*) Das Hüllgewebe dringt in die Falte des Hautkammes ein. *b*) Die beginnende Faltung des Hautkammes. Vergr.: *a* 487,5, *b* 254,5.

meine Fig. 23*b*, so liegen tatsächlich drei Lumina nebeneinander, das Receptaculum, die Eirinne und die Samenrinne. Ich möchte also als bestimmt annehmen, daß der »canal déférent« zur Samenrinne wird.

Die Bildung des Penis als Ausstülpung des primären Geschlechtsganges wird weiter für *Agriolimax* von Brock angegeben. Das Vas deferens aber soll nach ihm als Ausstülpung des Penis entstehen. Pabst, der dann Brocks Angaben nachuntersucht hat, bestätigt diese Bildung des Vas deferens als Ausstülpung des Penis.

Pabsts Untersuchungen für *Arion* lassen nur einen Vergleich mit gewissen Beschränkungen zu, da ja diesem Vertreter der Pulmonaten ein Penis fehlt. Aus einer Anschwellung am distalen Ende des Ausführganges geht das obere Atrium hervor; Patronenstrecke und Vas deferens bilden sich aus einer Ausstülpung des Atriums zwischen Ovidukt und Receptaculum.

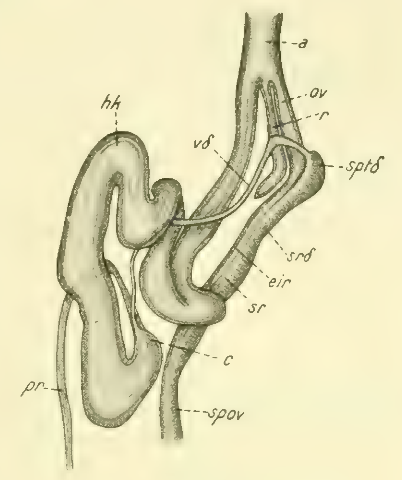


Fig. 28.

Penis und distales Ende des Genitalapparates eines 4 Monate alten Tieres. Alle Teile zeigen ihre definitive Lage und Gestalt. Vergr.: 14,4.

Noch weniger lassen die Angaben über *Lymnaeus* einen direkten Vergleich zu, da der Bau des Geschlechtsapparates von denen der Landpulmonaten noch weiter verschieden ist. Eisig wie Klotz, die beide über diesen Vertreter arbeiteten, geben überhaupt eine von den Ausführgängen gesonderte Anlage des Penis an. Nach Eisig soll dann das Vas deferens zum Teil aus dem Penis als Ausstülpung des proximalen Endes, zum Teil aus der »Prostata« hervorgehen. Klotz geht auf die Bildung des Vas deferens nicht genauer ein, hält aber die Bildung als Ausstülpung des Penis nicht für wahrscheinlich.

Wenn ich nun am Schlusse die wesentlichsten Punkte noch einmal kurz zusammenfassen darf, so fanden wir, daß der gesamte Genitalapparat aus einer einzigen Einstülpung des Ektoderms am hinteren Ende der Mantelhöhle hervorgeht. Die Anlage erfolgt sehr früh, stets aber erst, wenn die gemeinsame Anlage von Herz-Perikard und Niere sich schon in ihre einzelnen Bestandteile gesondert hat. Irgendein Zusammenhang der Anlage des Geschlechtsapparates mit der gemeinsamen Herz-Perikard-Nierenanlage besteht nicht.

Die Zwitterdrüse entwickelt sich am frühesten aus einer Verbreiterung des proximalen Endes des primären Genitalganges. Die proximale Hälfte dieses Ganges bleibt dünn und stellt den Zwittergang dar. Die distale Hälfte aber verbreitert sich und wird zum Spermovidukt. In diesem gehen Samen- und Eirinne durch eine Faltenbildung hervor. Am distalen Ende erfolgt eine gänzliche Spaltung des Lumens, und es sind Ovidukt und Spermatodukt getrennt.

Eiweißdrüse, Anhangsdrüsen der Samenrinne und Penis bilden sich in Form von Ausstülpungen des Spermoviduktes.

Receptaculum und Vas deferens entstehen durch Abspaltung, und zwar ersteres vom Spermovidukt, letzteres vom Penis.

Leipzig, im Februar 1920.

Literaturverzeichnis.

ANCEL, P. Sur les premiers différenciations cellulaires dans la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. de Biol. T. XIX. 1902.

— Sur le déterminisme cyto-sexuel des gamètes. Période de différenciation sexuelle dans la glande hermaphrodite de Limax maximus. Arch. de zool. exp. (4) T. I, 1903. Notes et Revue p. 105—115.

BAUDELOT, M. Recherches sur l'appareil générateur des mollusques gastéropodes. Ann. scien. nat. (4) T. XIX. 1863. p. 135 u. 268.

BROCK, J. Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Pulmonaten. Nachr. d. Königl. Gesellsch. d. Wiss., Göttingen. 1884. p. 499—509.

— Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44. 1886. p. 333—395.

— Bemerkung über die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 48. 1889. p. 84—88.

BURESCH, J. Untersuchung über die Zwitterdrüse der Pulmonaten. Arch. f. Zellforschung. Bd. 7. 1911. p. 314—343.

EISIG, H. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Lymnaeus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 19. 1869. p. 297 bis 321.

ERLANGER, R. v. Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891. I. p. 337—379, II. p. 636—680.

FISCHER, K. Die Begattung bei Limax maximus. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 55. 1917. p. 101—124.

FOL, H. Sur le développement des Ptéropodes. Arch. d. zool. exp. et génér. T. IV. 1875. p. 1—214.

— Du développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Arch. de zool. exp. et génér. T. V. 1876. p. 105—158.

— Sur le développement des gastéropodes pulmonés. Arch. de zool. exp. et génér. T. VIII. 1880. p. 103—232.

GANIN, M. Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warsch. Univ.-Bericht 1873. No. 1. p. 115—171. Referat: HOYER in HOFMANN und SCHWALBES Jahresber. Anat. u. Physiol. Bd. I. 1873. p. 355.

GEGENBAUR, C. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 3. 1851. p. 371—415.

HARMS, W. Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 28. 1909. p. 325—386.

HENCHMAN, A. P. The origin and development of the central nervous system in Limax maximus. Bull. mus. of comp. zool. at Harv. Coll. Vol. XX. 1890. p. 169—208.

HERBERS, C. Entwicklungsgeschichte von Anodonta cellensis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 108. 1914. p. 1—174.

HEYDER, P. Zur Entwicklung der Lungenhöhle bei Arion nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Urniere und Niere, des Perikards und Herzens. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 93. 1909. p. 90—156.

IHERING, H. v. Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 9. 1875. p. 299—338.

JOYEUX-LAFFUIE. Organisation et développement de l'Oncidie. Arch. de zool. exp. et génér. T. X. 1882. p. 225—383.

KLOTZ, J. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Lymnaeus. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 23. 1889. p. 1—40.

MEISENHEIMER, J. Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. I. Teil. Furchung und Keimblätterbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1896. p. 415—468.

— Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. II. Teil. Die Larvenperiode. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1897. p. 573—657.

— Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 69. 1901. p. 1—137.

— Die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 69. 1901. p. 417—428.

— Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage bei Helix pomatia. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 25. 1907. p. 461—502.

OTTO, H. und TÖNNIGES, C. Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 80. 1906. p. 411—514.

PABST, H. Entwicklung des Genitalapparates von Arion empiricorum Fér. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 38. 1914. p. 465—508.

PEREZ, J. M. Recherches sur la génération des mollusques gastéropodes. Mém. de la Soc. d. scienc. phys. et nat. de Bordeaux. Vol. 6. 1868.

POETZSCH, O. Über die Entwicklung von Niere, Perikard und Herz bei Planorbis corneus. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 20. 1904. p. 409—438.

RABL, C. Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 9. 1879. p. 195—240.

— Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. 5. 1879. p. 562—660.

ROUZAUD, H. Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques gastéropodes hermaphrodites. Trav. orig. d. labor. zool. d. Montpellier et Cette. Nouv. sér. 1. (2). Tome I. 1885.

SEMPER, C. Über BROCKS Ansichten über Entwicklung des Molluskengenitalsystems. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg. Bd. 8. 1887. p. 213—222.

SIMROTH, H. Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42. 1885. p. 201—377.

SIMROTH, H. Über die Genitalentwicklung der Pulmonaten und die Fortpflanzung des Agriolimax laevis. Zeitschr. f wiss. Zool. Bd. 45. 1887. p. 646—663.

SCHIEMENZ, P. Die Entwicklung der Genitalorgane bei den Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. 7. 1888. p. 748—761.

ZIEGLER, E. Die Entwicklung von Cyclas cornea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885. p. 525—569.

Erklärung der Abkürzungen.

a, Atrium;
bt, Befruchtungstasche;
c, Coecum;
d, Darm;
ei, Eiweißdrüse;
eir, Eirinne des Spermovidukts;
eiz, Eizellen;
fd, Fußdrüse;
gg, Ganglion;
gp, Genitalporus;
gta, Genitalanlage;
gtg, Genitalgang;
h, Herz;
hk, Hautkamm;
hp, Herz-Perikardanlage;
igz, indifferente Geschlechtszellen;
l.l., linker Leberlappen;
l.ur., linke Urniere;
ma, Magen;
mgz, männliche Geschlechtszellen;
mh, Mantelhöhle;
n, Niere;
na, Nierenausführgang;
nz, Nährzellen;
ov, Ovidukt;
p, Penis;
pk, Perikard;
pr, Penisretraktor;
r, Receptaculum seminis;
r.l., rechter Leberlappen;
rt, Radulatasche;
r.ur., rechte Urniere;
sd, Schalendrüse;
spov, Spermovidukt;
sptd, Spermatodukt;
sr, Samenrinne des Spermoviduktes;
srd, Drüsen der Samenrinne;
vd, Vas deferens;
zd, Zwitterdrüse;
zg, Zwittergang.

Beobachtungen über die Fortpflanzungsweise und die systematische Einteilung der Regenwurmnematoden.

Von

Paula Hertwig.

(Aus dem Anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.)

Mit 14 Figuren im Text.

(Eingegangen Februar 1920.)

Untersuchungen an Regenwurmnematoden, die ich im Herbst 1916 begonnen hatte und seither fortgesetzt habe, führten mich zu interessanten Beobachtungen über die Fortpflanzungsweise einer *Rhabditis*-Art, der *Rhabditis pellio.* Ich konnte feststellen, daß neben der digamen Fortpflanzungsweise, bei der Männchen und Weibchen in etwa gleichem Verhältnis vorkommen, auch noch eine monogame Form der Fortpflanzung existiert; denn ich fand bei ein und derselben *Rhabditis*-Art einen normalen, aus der gleichen Anzahl von Männchen und Weibchen zusammengesetzten Stamm und daneben einen solchen, der fast nur aus Weibchen bestand. Letztere produzierten durchgängig Eier, die, wie bei der normalen Linie, zu ihrer Entwicklung das Eindringen eines Spermatozoon bedurften, wenn die Weibchen aber unbefruchtet blieben, degenerierten und bald im Uterus zerfielen. Da nun dieser Stamm fast ausnahmslos aus Weibchen bestand, war ich gezwungen, um eine Nachkommenschaft zu erhalten, Männchen aus einer bisexuellen Kultur hinzuzusetzen, die auch alsbald die gewünschte Kopulation ausführten. Nun füllte sich der Uterus meiner Weibchen rasch mit sich furchenden Eieren, aus denen sich wiederum ausschließlich weibliche Individuen entwickelten, und so fort, viele Generationen hindurch. Ich führte die Zuchten etwa während $1\,^1/_2$ Jahren. — Dieser Weibchenstamm wurde von mir eingehend experimentell und zytologisch untersucht, und es gelang mir festzustellen, daß die Eier sich parthenogenetisch entwickelten, obgleich sie das Eindringen eines

Spermatozoon als Entwicklungserreger nötig hatten; denn der männliche Kern verschmilzt nicht mit dem Eikern, sondern bleibt, ohne seine kompakte Form zu verändern, irgendwo im Protoplasma liegen, gerät bei der Teilung in eine der beiden Blastomeren und ist noch längere Zeit als intensiv sich färbender Chromatinkörper zu verfolgen. Der Eikern hingegen bildet nur eine einzige Richtungsspindel, in der, wie die zytologische Untersuchung bewies, keine Reduktions-, sondern nur eine Äquationsteilung der Chromosomen stattfindet. Mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüstet, rückt der Eikern alsdann in die Mitte des Eies und bildet die erste Furchungsspindel, die sich also nur aus mütterlichen Kernbestandteilen zusammensetzt. — Genau wie EVA KRÜGER ein ähnliches Verhalten bei *Rhabditis aberrans*, stehe ich nicht an, diese Entwicklungsart als parthenogenetisch zu bezeichnen; denn der Embryo enthält ja nur weibliches Idioplasma, der Samenkörper ist nur notwendig als Entwicklungserreger. — Die aus den parthenogenetischen Eiern hervorgehenden Generationen sind stets eingeschlechtlich, ausschließlich weiblich, im Gegensatz zu dem normalen aus Männchen und Weibchen bestehenden Stamm, bei dem eine Amphimixis des männlichen und weiblichen Vorkerns stattfindet.

Meine Beobachtungen zogen sich, da ich während des Krieges vielfach von eigenen Arbeiten abgehalten wurde, über längere Zeit hin, und ich konnte erst im Frühjahr 1917 die Arbeit fertigstellen. Leider verzögerte sich nun wieder die Drucklegnug, so daß sie erst im Winter 1920/21 im Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Festband zum 70. Geburtstage von O. HERTWIG, erschienen ist. — Auch nach Abschluß dieser ersten Arbeit über »Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pellio*« habe ich noch weitere Beobachtungen und Versuche mit dem sogenannten »Regenwurm-Nematoden« ausgeführt. Dabei wurde mir häufig die Lücke in unserer systematischen Kenntnis der verschiedenen auf faulenden Regenwürmern lebenden *Rhabditis*-Arten sehr unangenehm bemerkbar. Infolgedessen halte ich es, da die Rhabditiden in vieler Hinsicht ein geradezu ideales Material für biologisch-experimentelle Untersuchungen sind, für zweckmäßig, eine genaue Beschreibung der von mir gefundenen und beobachteten Regenwurmnematoden zu geben. Dem systematischen Teil meiner Arbeit will ich dann einige weitere zum Teil neue, zum Teil ergänzende Beobachtungen über die Fortpflanzungsweise der Rhabditiden anschließen. Es sind ja die in feuchter Erde, im Wasser oder auf faulenden pflanzlichen und tierischen Substanzen frei lebenden Nematoden, sowie die in Regenwürmern,

Schnecken usw. schmarotzenden Arten, welche sich genau so leicht wie die erstgenannten in Kultur nehmen lassen, recht selten studiert worden. Sicherlich ist der größte Teil dieser Fauna systematisch und biologisch noch unbekannt, was sehr begreiflich ist, wenn wir die Kleinheit der Tiere und die mühsamen Bestimmungsmethoden bedenken.

Die Materialbeschaffung freilich verursacht keine Schwierigkeiten. Verschiedene Arten von Regenwürmern (*Lumbricus terrestris* und *rubellus*, *Allolobophora longa* und *turgida*), deren Fundort (Sand, Komposthaufen, Mist) mir bekannt war, wurden sorgfältig abgespült und dann in der Aftergegend aufgeschnitten, ohne den Darm zu verletzen, um eine Verunreinigung der Leibeshöhle mit Erde sorgfältig zu vermeiden. In der Gegend des Afters finden sich nun bei fast jedem Regenwurm gelbliche Körper, die frei in der Leibeshöhle liegen. Sie bestehen aus beträchtlichen Ansammlungen von Amöbozyten, die verlagerte Setae des Regenwurms, Zysten von Monocystis und enzystierte Nematoden zu kompakten Haufen zusammenkleben. Einen dieser gelblichbraunen Körper brachte ich in ein Uhrschälchen mit einem Tropfen Wasser und verwendete die sich bald aus den Zysten befreienden Larven zur Zucht. Oder ich entnahm auch dem gleichen Regenwurm Stücke der Dissipimente und der Nephridien. Auch hier fand ich zahlreiche enzystierte Würmer aber auch, namentlich in den Nephridien frei bewegliche Larven, deren Vorkommen in den Nephridien bereits Johnson beschrieben hat. Schließlich wurde ein Teil des Regenwurms auf feuchte sterilisierte Erde gelegt und der Fäulnis überlassen. Auch auf diesen Erdkulturen fanden sich bald zahlreiche Nematoden an. Es sei gleich hier bemerkt, daß in ein und demselben Regenwurm die larvalen Stadien verschiedener *Rhabditis*-Arten nebeneinander und unabhängig von der jeweils untersuchten Regenwurmart vorkommen. Jedoch scheint mir die Beschaffenheit des Bodens, dem der Regenwurm entnommen wurde, einen Einfluß auf die *Rhabditis*-Fauna zu haben. So fand ich in Regenwürmern aus sehr sandigem, humusarmen Boden fast stets ausschließlich die *Rhabditis pellio*.

Die weitere Zucht der Nematoden erfolgte in leicht zugedeckten Uhrschalen, die in einer feuchten Kammer aufgehoben wurden. Als Nahrung dienten kleine Stückchen von faulendem Fleisch, oder noch besser ein Extrakt von Fleischsaft, der durch Übergießen von Fleischstückchen mit Leitungswasser gewonnen wurde. — Die Untersuchung der Nematoden erfolgt meistens am lebenden Objekt, an dem man bei einiger Übung die Artmerkmale am besten studieren kann. Es empfiehlt sich, zu diesem Zwecke gesunde junge Exemplare vor der

Untersuchung 24—48 Stunden hungern zu lassen, d. h. in reinem Wasser zu ziehen. Es treten dann einzelne Organe wie Nervenring, Exkretionsorgan, Analdrüsen, schärfer hervor. Auch ist der Zusatz von verdünnter Essigsäure häufig vorteilhaft. — Dauerpräparate gewann ich nach der Methode von Loos, indem ich größere Mengen der Tiere in einem heißen Gemisch von 1 Teil Glyzerin und 9 Teilen 70%igem Spiritus tötete. Man läßt dann den Spiritus sehr allmählich verdunsten, bis die Tiere in reinem Glyzerin liegen. Schrumpfungen werden freilich dabei nicht ganz vermieden. Die Tiere können unter dem Deckgläschen durch Verschieben desselben vorsichtig gerollt werden, so daß man sie von allen Seiten beobachten kann. — Messungen wurden nur an ungeschrumpften, durch leichtes Erwärmen betäubten oder getöteten Nematoden vorgenommen.

Über das Vorkommen von Nematodenlarven in der Leibeshöhle, den Nephridien und auf den Dissipimenten des Regenwurms berichtete als erster 1845 Dujardin, etwas später dann Lieberkühn und Lankester. Anton Schneider gab 1866 in seiner Monographie der Nematoden die erste eingehende Beschreibung der geschlechtsreifen Tiere. Auf einem auf feuchter Erde faulenden Regenwurm fand Schneider eine *Rhabditis*-Art, die er *Pelodera pellio* nannte. Er gibt an, daß die Larven dieser Art enzystiert in der Leibeshöhle besonders auf den Dissipimenten von Regenwürmern vorkommen, und hat mit dieser Behauptung unzweifelhaft das Richtige getroffen, wenn er auch selbst nicht den strikten Beweis dafür, nämlich die direkte Beobachtung der Entwicklung der Larve zum geschlechtsreifen Tier, gegeben hat.

1873 glaubte Bütschli die *Pelodera pellio* von Schneider wiedergefunden zu haben. Er trug wenigstens keine Bedenken, seine aus faulenden Regenwürmern gezüchtete Art mit der Schneiderschen zu identifizieren, trotzdem er einige abweichende Merkmale, auf die ich später noch zurückkomme, feststellen konnte. Bütschli änderte den Schneiderschen Namen *Pelodera pellio* in *Rhabditis pellio*.

Einige Jahre später züchtete v. Erlanger zwecks Lebendbeobachtung von sich furchenden Eiern aus Regenwürmern größere Mengen von Nematoden, in denen er *Rhabditis pellio* und *Rhabditis dolichura*, eine hermaphrodite Form, zu erkennen glaubte. Er gibt aber weder Abbildungen noch nähere Beschreibung.

1899 geht dann Maupas in seiner Schrift »La mue et l'enkystement chez les nématodes« näher auf die Regenwurmnematoden ein. Er macht darauf aufmerksam, daß in Regenwürmern 2 *Rhabditis*-Arten als Larven leben, die sich als erwachsene Tiere am leichtesten an der

Form des männlichen Schwanzes unterscheiden lassen. Es kann nämlich bei den Rhabditiden entweder die sogenannte Bursa den Schwanz ganz umfassen (Textfig. 1*d* und 1*e*, S. 549) oder der Schwanz überragt mit einer Spitze die Bursa (Textfigg. 2 und 3, *c* und *d*, S. 551, 553). SCHNEIDER ist sogar soweit gegangen, dieses Merkmal als Artmerkmal zu benutzen, und spricht im ersteren Falle von »peloderen«, im anderen Falle von »leptoderen« Formen. Es besitzt nun die von SCHNEIDER beschriebene *Rhabditis*-Art den »peloderen«, die von BÜTSCHLI beschriebene den »leptoderen« Schwanz. MAUPAS fügt dieser Feststellung hinzu: »Malgré l'opinion contraire du BÜTSCHLI, jeme suis convaincu, que cette absence ou cette existence d'un prolongement caudâl male constitue bien un excellent caractère distinctif.« Er bemerkt ferner, daß auch noch andere, wenn auch nicht so auffällige Unterscheidungsmerkmale zwischen den beiden Formen existieren.

Dem Urteil von MAUPAS schließt sich 1912 JOHNSON an in seiner Arbeit: »On the Nematodes of the common Earthworm«. Er gibt eine genaue Beschreibung und Abbildungen der BÜTSCHLIschen Art. Auch A. SCHNEIDERS *Pelodera pellio* glaubt er einmal gefunden zu haben, konnte sie jedoch nicht in Zucht nehmen und ist uns daher leider eine nähere Beschreibung schuldig geblieben. Seiner Ansicht nach ist BÜTSCHLIS *Rhabditis pellio* diejenige Art, die im larvalen Zustande im Regenwurm schmarotzt. SCHNEIDERS »*Pelodera pellio*« lebe hingegen stets frei in der Erde, und würde nur deshalb auf faulenden Regenwürmern gefunden, weil die Larven aus der Erde zu dieser Nahrungsquelle hinwanderten. Diese Auffassung von JOHNSON ist fraglos irrtümlich; es kann keinem Zweifel unterliegen, daß auch die Larven der SCHNEIDERschen Form im Regenwurm vorkommen. Ebenso scheint es mir zweifelhaft, ob JOHNSON wirklich stets nur *Rhabditis pellio* Bütschli in seinen Zuchten gehabt hat, sondern nicht auch die von mir erstmalig beschriebene *Rhabditis anomala mihi.* Ich komme gelegentlich der Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse noch einmal darauf zu sprechen.

Aus dem literarischen Überblick geht hervor, daß die Beschreibung einer *Rhabditis*-Art, die Festlegung der einzelnen systematischen Merkmale auf erhebliche Schwierigkeiten stoßen muß, denn jeder Forscher glaubt zwar die Art seines Vorgängers wieder aufgefunden zu haben, ohne jedoch seiner Sache ganz sicher zu sein, und es sind ja, wie wir gesehen haben, auch häufig genug Irrtümer untergelaufen. — Mit dieser Feststellung stimmt ganz überein die Skepsis, die wir bei den älteren Autoren über die Verwertbarkeit der Gattungs- und Artmerkmale

finden. Indessen scheint mir, nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse die Gattung *Rhabditis* scharf genug umrissen zu sein, um die Zugehörigkeit zu ihr jeweils mit Sicherheit feststellen zu können. Ich will zuerst eine Charakteristik der ganzen Gattung geben und dabei den Wert der einzelnen Artmerkmale für die Aufstellung einer Systematik erörtern. Ich folge hierbei zum Teil den Angaben von JÄGERSKIÖLD in der »Süßwasserfauna Deutschlands«.

Die Cuticula der Rhabditiden kann glatt sein, ist aber in den meisten Fällen geringelt, und es kann das Fehlen oder Vorhandensein der Ringelung sehr wohl als Artmerkmal benutzt werden. Hingegen ist auf die Dicke der Cuticula kein Gewicht zu legen, da diese von dem Ernährungszustand sehr erheblich beeinflußt wird. — Der Mund ist von Lippen umgeben, die sich bei den verschiedenen Individuen mehr oder weniger deutlich abheben. Meistens finden wir 3 leicht gespaltene Lippen; wenn die Spalte sehr tief geht, haben wir 6 gleichgroße Lippen. Jeder Lappen trägt 1, bisweilen 2 feine Borsten, die mit feinen Fasern, wahrscheinlich Nervenfasern, in Verbindung stehen. Die Höchstzahl dieser Borsten beträgt somit 12. Eine mit Chitin ausgekleidete dreiseitige Mundhöhle ist stets vorhanden; der Ösophagus besitzt 2 Anschwellungen, die hintere ist mit einem Zahnapparat, richtiger mit einer chitinösen Klappenvorrichtung, einem Pumpapparat, versehen. Die Stärke der Ösophagusanschwellungen variiert bei den einzelnen Arten, so daß man dieses Merkmal wohl zur Charakteristik brauchen kann, ohne daß man jedoch zu bestimmten Proportionalzahlen wird gelangen können. Der Darm ist von 2 Reihen Zellen umgeben, nur für die hermaphrodite *Rhabditis dolichura* werden 3 Reihen angegeben. Die Zellen sind häufig angefüllt mit großen dunklen, etwa olivenbraunen Körnchen, den »corpuscules biréfringentes« von MAUPAS, deren Fehlen ein recht zuverlässiges Merkmal zur Charakterisierung der Art bietet. Der Enddarm ist umstellt von Drüsenzellen, deren Zahl und Anordnung variabel ist.

Der Nervenring liegt stets vor dem hinteren Bulbus und zwar seitlich von links nach rechts ansteigend. Das Exkretionssystem ist meistens sehr schwer zu sehen. Es besteht aus 2 seitlich des Darmkanals verlaufenden Röhren, die in der Höhe oder auch etwas unterhalb des hinteren Bulbus durch eine Queranastomose verbunden sind. Von dieser ventral gelegenen Verbindung entspringt der Porus excretorius, dessen Mündung bei seitlicher Lage leicht zu erkennen ist, und dessen Lage, da abhängig von der Lage des Verbindungskanals, je nach der Art variiert und ein brauchbares Artmerkmal bietet. — Die Geschlechts-

organe der Weibchen sind paarig, die Vagina liegt annähernd in der Mitte des Körpers, etwas mehr dem hinteren Ende genähert. Der Hoden ist unpaar, das Vas deferens mündet zusammen mit dem Darm am Hinterende des Wurmes. Neben dem Vas deferens liegen 2 rinnenförmige Spiculae mit oder ohne akzessorische Stücke, die durch Form, Länge und Färbung unterschieden sind. Die Form und die Länge des Schwanzes kann am besten zur Charakterisierung der Arten dienen, namentlich das Hinterende des Männchens, dessen Merkmale SCHNEIDER überhaupt allein für ausreichend zu einer systematischen Gruppierung hält. Leider läßt sich das SCHNEIDERsche Prinzip bei den Rhabditiden heutzutage nicht mehr allein verwenden, da es viele hermaphrodite und parthenogenetische Arten gibt, bei denen die Männchen fehlen, und wo man also notgedrungen andere Merkmalskomplexe heranziehen muß, wie es bereits BÜTSCHLI und MAUPAS getan haben. — Die Männchen der Rhabditiden besitzen stets eine papillentragende Bursa, die entweder den ganzen Schwanz umfaßt (Textfig. 1*d* und 1*e*, S. 549) oder seine äußerste Spitze freiläßt (Textfigg. 2 und 3). Dieses Verhalten der Bursa ist ein äußerst zuverlässiges, leicht erkennbares Artmerkmal und wird als solches bei der Systematik der Würmer stets eine Rolle spielen, wenn man freilich jetzt nicht mehr, wie einst SCHNEIDER, auf dieses Merkmal hin die Rhabditiden in 2 Gattungen, *Pelodera* und *Leptodera*, einteilen wird. Die Bursa trägt sogenannte Papillen, deren Zahl zwischen 9 und 10 schwankt. Länge und Stellung der Papillen wird bei der Beschreibung meistens genau angegeben. BÜTSCHLI macht jedoch darauf aufmerksam, daß man die Länge der Papillen bisweilen falsch beurteilt, da sie häufig gekrümmt sind, und SCHNEIDER weist darauf hin, daß es schwer zu entscheiden sei, welche Papillen vor oder hinter dem After liegen, da er durch Kontraktion verschoben und in verschiedenem Grad vorgestreckt werden kann. Aus diesem Grunde legt er auf den Unterschied der prä- und postanalen Papillen kein Gewicht; wir können ihm hierbei nur beipflichten.

Die gesamte Körperlänge der Rhabditiden ist großen Schwankungen unterworfen, sie ist im hohen Grade abhängig von dem Ernährungszustand der Tiere. Dementsprechend schwankt auch die Länge der einzelnen Organe sehr beträchtlich. Man hat nun, um zu bestimmten, jeder einzelnen Art eigentümlichen Zahlen zu kommen, das Verhältnis der Körperlänge zu den übrigen Körperteilen als ein besonders wichtiges und zuverlässiges Merkmal bei der Beschreibung der Arten angesehen. Schon BÜTSCHLI hat solche Verhältniszahlen gegeben, MAUPAS, und ihm folgend viele neuere Autoren, haben den größten Wert

auf diese Proportionen gelegt, die meines Erachtens in ihrer Bedeutung für die Systematik weit überschätzt worden sind, da auch sie keineswegs konstant, sondern ebenfalls sehr variabel sind. Schon ÖRLEY weist darauf hin, daß »die Verhältniszahl zwischen Körperlänge und dem Ösophagus nicht nur in den verschiedenen Stufen der Entwicklung, sondern selbst bei den geschlechtsreifen Tieren sehr veränderlich ist. Bei Jugendformen von *Rhabditis pellio* verhält sie sich wie 1 : 4—5—6, bei geschlechtsreifen Tieren wie 1 : 6—12. Die Angabe von ÖRLEY kann ich durchaus bestätigen, und wir haben daher in den Verhältniszahlen nur ein Hilfsmittel zur näheren Beschreibung der Arten, kein allgemein gültiges Kriterium zu sehen. Mangelnde Übereinstimmung der Zahlen berechtigt durchaus nicht zur Aufstellung einer neuen Art.

Ferner sind systematisch noch einige andere Merkmale, darunter auch physiologische, zu verwenden. So ist nach Möglichkeit der Fundort, die Lebens- und Ernährungsweise der Würmer anzugeben, wie auch bei Weibchen die Ovo- oder Viviparität. Namentlich ist in dem letzterwähnten Faktor ein gutes Artmerkmal zu sehen.

Ich gehe nun über zur Beschreibung der 4 *Rhabditis*-Arten, die ich aus den in Regenwürmern (*Lumbricus* und *Allobophora*) lebenden Larven züchten konnte. Es sind erstens: die zwei von SCHNEIDER und BÜTSCHLI zuerst beschriebenen, dann von ÖRLEY, MAUPAS und JOHNSON wieder aufgefundenen Formen, für die, da bisher unter dem gleichen Namen zwei deutlich voneinander verschiedene Arten beschrieben wurden, eine neue Namengebung einzuführen ist. Ich schlage vor, der von SCHNEIDER zuerst beschriebenen und abgebildeten Art, die JOHNSON als *Rhabditis pellio* Schneider bezeichnet, den Namen *Rhabditis pellio* zu lassen, hingegen BÜTSCHLIS *Rhabditis pellio*, die er fälschlich mit der ersten identifizierte (nach JOHNSON *Rhabditis pellio* Bütschli) als *Rhabditis leptodera* zu bezeichnen. Durch diesen Namen wird in Anlehnung an SCHNEIDERS jetzt fallen gelassene Einteilung, auf das Hauptunterscheidungsmerkmal der *Rhabditis leptodera* und der anderen in Regenwürmern lebenden Nematoden, auf die Form des Schwanzes aufmerksam gemacht.

Zweitens fand ich eine Nematodenart, in der ich die BÜTSCHLIsche *Rhabditis longicauda* wiederzuerkennen glaube, wenigstens scheint mir nach Abbildung und Beschreibung genügende Übereinstimmung zu herrschen. BÜTSCHLIS *Rhabditis longicauda* wurde freilich auf faulenden Pilzen gefunden, und somit müßte man annehmen, daß die *Rhabditis longicauda* in ihrer Entwicklung nicht an das Einwandern in Regenwürmer gebunden ist, sondern auch frei in der Erde lebend anzutreffen

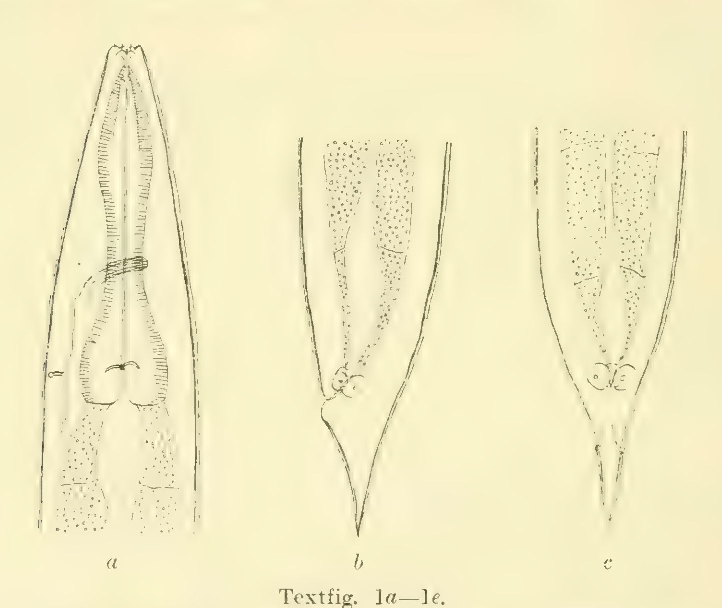
ist. Das ist aber auch nicht unwahrscheinlich, wenn wir uns die leicht gelingende Aufzucht in Uhrschalen vergegenwärtigen. ÖRLEY beschreibt ebenfalls eine *Rhabditis*-Form unter dem Namen *Rhabditis longicauda*, die er ebenfalls mit BÜTSCHLIS Art identifiziert. Abgesehen von nicht übereinstimmenden Einzelheiten in der Beschreibung paßt ÖRLEYS Angabe, daß sich die Art nur bei höheren Temperaturen entwickelt, nicht auf meine, und anscheinend auch nicht auf BÜTSCHLIS *Rhabditis longicauda*, so daß die Identität fraglich bleiben muß.

Schließlich fand ich noch eine hermaphrodite, nur im weiblichen Geschlecht auftretende Form. Da ich glaube, daß ich die erste Beschreibung von ihr gebe, nenne ich sie *Rhabditis anomala mihi*. Sie ist deutlich unterschieden von der ebenfalls hermaphroditen *Rhabditis dolichura*, die ja bekanntlich leicht daran zu erkennen ist, daß der Darm von 3 Zellreihen ausgekleidet ist. — Ich halte es jedoch für wahrscheinlich, daß bereits JOHNSON mit der *Rhabditis anomala* gearbeitet hat. Er hat freilich in ihr keine neue Art gesehen, sondern sie vielmehr für eine hermaphrodite Form von *Rhabditis leptodera* (*Rhabditis pellio* Bütschli) gehalten, indem er auf MAUPAS' *Rhabditis marionis* verweist, bei der ja ebenfalls nebeneinander bisexuelle und hermaphrodite Formen vorkommen sollen. Ich bin lange unschlüssig gewesen, ob ich mich der Ansicht JOHNSONS anschließen sollte. Denn *Rhabditis anomala* kommt ja nur im weiblichen Geschlecht vor und ähnelt allerdings in weitgehendem Maße den Weibchen von *Rhabditis leptodera* (Textfigg. 2*a* und 4, S. 551, 554). Wenn ich trotzdem zu der Überzeugung gekommen bin, daß es sich um eine neue Art handelt, so gründet sich meine Ansicht auf einige stets differente morphologische Merkmale, wie besonders: Größe, Anschwellungen des Ösophagus, Lage des Exkretionsporus, auf ein physiologisches Merkmal, denn *Rhabditis* ist ovipar, *Rhabditis leptodera* vivipar, und ferner auf die mangelnde geschlechtliche Affinität zwischen *Rhabditis anomala*-Weibchen und *Rhabditis leptodera*-Männchen. Es ist mir trotz zahlreicher Versuche nie gelungen, ein Männchen von *Rhabditis leptodera* zur Kopulation mit den hermaphroditen Weibchen zu bringen, so leicht dieselben Männchen auch die Kopulation mit ihren eigenen Weibchen eingingen. Auch aus JOHNSONS Angaben scheint hervorzugehen, daß eine derartige Kopulation nie stattgefunden hat. Es sei hier überhaupt ganz allgemein darauf hingewiesen, daß zwei differente *Rhabditis*-Arten nie miteinander kopulieren, so daß leider Bastardierungsexperimente unmöglich zu sein scheinen.

Noch eine andere Frage muß ich offen lassen, nämlich ob meine *Rhabditis anomala* mit der *Rhabditis aberrans* von Eva KRÜGER identisch ist. Die Größenverhältnisse stimmen leidlich überein, im übrigen ist die Beschreibung von Eva KRÜGER zu wenig in die Einzelheiten gehend, um weitere Schlüsse ziehen zu können. Beiden Arten gemeinsam ist die Art der Fortpflanzung, die als parthenogenetisch zu bezeichnen ist.

Ich lasse eine genauere Beschreibung der 4 Arten folgen.

I. *Rhabditis pellio* (Textfigg. 1*a*—1*e*). Bisher aufgefunden von SCHNEIDER (1866), MAUPAS (1899), JOHNSON (1913).



Textfig. 1*a*—1*e*.

Textfig. 1*a*—1*c*. Weibchen von *Rhabditis pellio*. 1*a*) Kopf in seitlicher Lage mit Nervenring und Exkretionsporus. 1*b*) Schwanzende in seitlicher Ansicht. 1*c*) Schwanzende in dorsaler Ansicht.

Größenverhältnisse der Weibchen:

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Dicke}} = \frac{2150}{140} = \frac{153}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Ösophagus}} = \frac{2150}{307} = \frac{70}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Schwanz}} = \frac{2150}{140} = \frac{153}{10}$$

Länge der Mundhöhle = 17.

Entfernung der Vulva vom Kopfende = 1230.

Die Weibchen können bei besonders guter Ernährung eine Größe von etwa 3 mm erreichen, bleiben jedoch meistens kleiner.

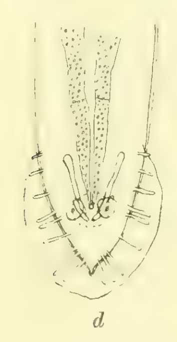
Größenverhältnisse der Männchen:

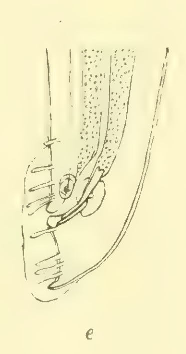
$$\frac{\text{Länge}}{\text{Dicke}} = \frac{1900}{107} = \frac{177}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Ösophagus}} = \frac{1900}{211} = \frac{90}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Schwanz}} = \frac{1900}{60} = \frac{317}{10}$$

Länge der Mundhöhle = 17.
Länge der Spicula = 57.





Textfig. 1*d* u. 1*e*.
Männchen von *Rhabditis pellio*. 1*d*) Schwanzende in Rückenlage, 1*e*) in seitlicher Ansicht.

Die *Rhabditis pellio* besitzt eine äußerst fein geringelte Cuticula. Die Anschwellungen des Ösophagus sind beide deutlich erkennbar. Im Darm fehlen die dunklen Körperchen, so daß die ganzen Tiere einen helleren Eindruck machen als die anderen Regenwurmnematoden. Der kurze Enddarm (Textfigg. 1*b* und 1*c*) ist von 3 Drüsenzellen umstellt, je eine seitlich, eine dorsal gelegen. Der Exkretionsporus befindet sich in der Höhe des hinteren Bulbus (Textfig. 1*a*). Der Schwanz des Weibchens (Textfigg. 1*b* und 1*c*) ist ziemlich kurz, bei der Rückenlage (Textfig. 1*c*) erkennt man deutlich die wohl bei allen Rhabditiden vorhandenen 2 Papillen. Charakteristisch ist das Schwanzende des Männchens (Textfigg. 1*d* und 1*e*). Wir finden auch hier die 3 Zellen um den Enddarm. Der recht kurze, abgestumpft endende Schwanz ist ganz von der Bursa umfaßt. Sie trägt 9 Papillen in der

Gruppierung (3) (1) (2) (1) (1) (1). — Die Spicula sind ziemlich lang, am oberen Ende 2-spitzig und hellgelb, die akzessorischen Stücke kurz, höchstens halb so lang wie die Spicula.

Die Art ist ausgesprochen vivipar, die Eier sind wenig durchsichtig.

II. *Rhabditis leptodera* (Textfig.g $2a$—$2d$). Bisher aufgefunden von Bütschli 1873, Örley 1886, Maupas 1899, Johnson 1913.

Größenverhältnisse der Weibchen:

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Dicke}} = \frac{2190}{143} = \frac{156}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Ösophagus}} = \frac{2190}{293} = \frac{75}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Schwanz}} = \frac{2190}{156} = \frac{138}{10}$$

Länge der Mundhöhle = 23.
Entfernung der Vulva vom Kopfende = 1160.

Größenverhältnisse der Männchen:

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Dicke}} = \frac{1990}{90} = \frac{220}{10}$$

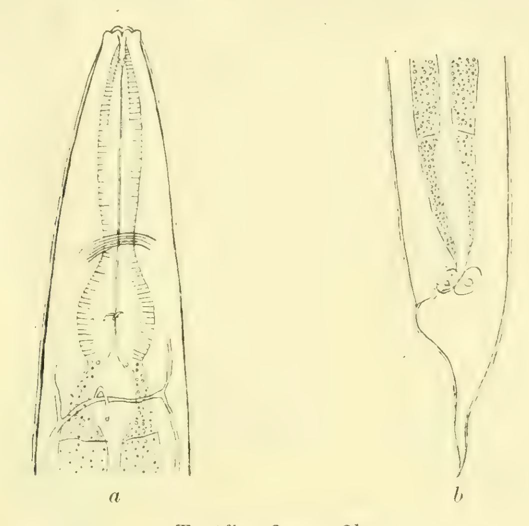
$$\frac{\text{Länge}}{\text{Ösophagus}} = \frac{1990}{247} = \frac{75}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Schwanz}} = \frac{1990}{77} = \frac{258}{10}$$

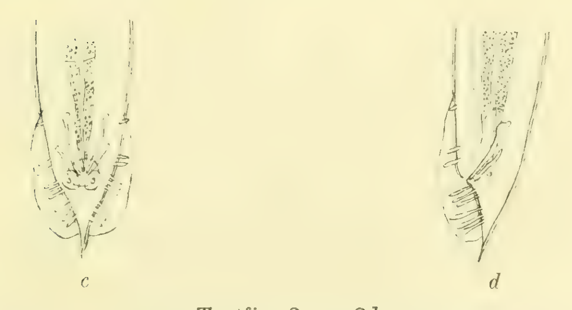
Länge der Mundhöhle = 23.
Länge der Spicula = 60.

Die *Rhabditis leptodera* unterscheidet sich von der *Rhabditis pellio* in den Größenverhältnissen; sie bleibt ein gut Teil kleiner. Die Weibchen werden nie viel größer als $2\,{}^1/_3$ mm. Die Tiere sind etwas schlanker und besitzen vor allen Dingen einen erheblich längeren Schwanz in beiden Geschlechtern. Der Mund (Textfig. $2a$) ist von 3 ziemlich stark eingebuchteten Lippen umstellt, jeder Lappen schien mir 2 sehr feine Haare zu tragen. Die Mundhöhle ist von beträchtlicher Länge, die hintere Anschwellung des Ösophagus ist die stärkere (Textfig. $2a$). Der Darm ist, im Unterschied zu *Rhabditis pellio* mit dunklen Körnern angefüllt, die Drüsen um den Enddarm zeigen bei

beiden Arten die gleiche Gruppierung (Textfigg. 1*b* und 2*b*). Der Exkretionsporus liegt unterhalb des Ösophagus (Textfig. 2*a*). Charakteristisch für *Rhabditis leptodera* ist der Schwanz der Männchen, der die Bursa überragt (Textfigg. 2*c* und 2*d*). Letztere ist an der Durch-



Textfig. 2*a* u. 2*b*.
Weibchen von *Rhabditis leptodera*. 2*a*) Kopf in ventraler Ansicht. 2*b*) Schwanz in seitlicher Lage.



Textfig. 2*c* u. 2*d*.
Männchen von *Rhabditis leptodera*. 2*c*) Schwanzende in Rückenlage. 2*d*) Schwanzende in seitlicher Ansicht.

bruchsstelle des Schwanzes deutlich eingezogen und trägt 9 Papillen, die in Gruppen von (3) (3) (2) (1) angeordnet sind. Die Spicula sind von dunkelgelber Farbe, das akzessorische Stück über $1/_2$ mal so lang als das Spiculum. — Wie *Rhabditis pellio* ist die Art vivipar, beherbergt eine große Anzahl von Embryonen im Uterus. Die Eier sind recht durchsichtig und ermöglichen die Lebendbeobachtung.

III. *Rhabditis longicauda* (Textfigg. 3*a*—3*d*). Bisher aufgefunden von BÜTSCHLI (1873), ÖRLEY (1886[?]).

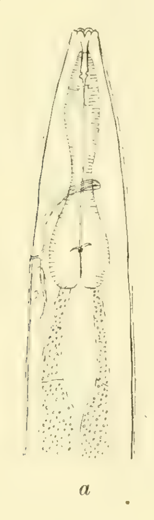
Größenverhältnisse der Weibchen:

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Dicke}} = \frac{1320}{97} = \frac{136}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Ösophagus}} = \frac{1320}{225} = \frac{57}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Schwanz}} = \frac{1320}{140} = \frac{94}{10}$$

Länge der Mundhöhle = 31.
Entfernung der Vulva vom Kopfende = 70.



a



b

Textfig. 3*a* u. 3*b*.

Weibchen von *Rhabditis longicauda*. 3*a*) Kopfende in seitlicher Ansicht. 3*b*) Schwanzende in seitlicher Ansicht.

Größenverhältnisse der Männchen:

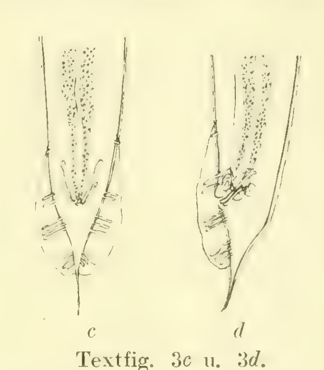
$$\frac{\text{Länge}}{\text{Dicke}} = \frac{1200}{73} = \frac{174}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Ösophagus}} = \frac{1200}{184} = \frac{68}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Schwanz}} = \frac{1200}{97} = \frac{123}{10}$$

Länge der Mundhöhle = 30. Spicula = 40.

Rhabditis longicauda ist von den beiden unter I und II besprochenen Arten leicht durch die erheblich geringere Länge und Breite unterschieden. Ich habe nie Tiere zu Gesicht bekommen, die länger als 1,5 mm gewesen wären. Sie ist außerdem ausgesprochen o v i p a r, beherbergt meistens nur 6, selten 8—10 Eier im Uterus, deren Befruchtungs- und Furchungsstadien sich außerordentlich gut beobachten lassen, eben wegen der geringen Anzahl von Eiern im Uterus und weil sie außerdem noch hervorragend durchsichtig sind. — Der Mund (Textfig. 3*a*) ist von 6 je 2 Spitzen tragenden Lippen umstellt. Ösophagus und Darm sind wie bei *Rhabditis leptodera* gebaut, jedoch finden wir um den Enddarm (Textfig. 3*b*) eine größere Anzahl von Drüsenzellen. Der Exkretionsporus liegt in der Höhe des unteren Bulbus (Textfig. 3*a*), dicht darunter ist meistens eine größere einzelliegende Zelle sichtbar. — Der Schwanz (Textfigg. 3*b*—3*d*), sowohl der Weibchen als der Männchen, ist von bedeutender Länge. Die ziemlich weit nach oben sich erstreckende Bursa des Männchens läßt das Schwanzende frei und trägt die Papillen, ähnlich wie *Rhabditis pelodera*, in Gruppen von (3), (3), (2), (1) (Textfigg. 3*c* und 3*d*). Die schlanken Spicula sind dunkelgelb gefärbt, rinnenförmig, und haben neben sich ein akzessorisches Stück liegen, dessen oberes Ende ebenfalls gespalten zu sein scheint.



Textfig. 3*c* u. 3*d*.
Männchen von *Rhabditis longicauda*. 3*c*) Hinterende in Rückenlage, 3*d*) in seitlicher Ansicht.

IV. *Rhabditis anomala* (Textfig. 4). Die hermaphrodite Art ist wahrscheinlich bereits von Johnson aufgefunden worden. Nur in weiblichen Exemplaren bekannt.

Größenverhältnisse:

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Dicke}} = \frac{1650}{117} = \frac{141}{10}$$

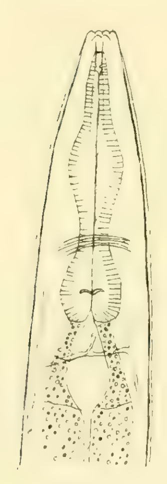
$$\frac{\text{Länge}}{\text{Ösophagus}} = \frac{1650}{253} = \frac{66}{10}$$

$$\frac{\text{Länge}}{\text{Schwanz}} = \frac{1650}{120} = \frac{137}{10}$$

Länge der Mundhöhle = 23.

Entfernung der Vulva vom Vorderende = 840.

Wie schon vorhin erwähnt, ähnelt *Rhabditis anomala* im allgemeinen ganz außerordentlich der *Rhabditis leptodera.* Ich kann daher auf die dort gegebene Beschreibung verweisen und will nur einige unterscheidende Merkmale hervorheben. Die Tiere sind etwas schlanker, auch im Durchschnitt kleiner, denn sie werden wohl kaum länger als wie 2 mm. Der Ösophagus ist auffallend kurz. Der Mund ist von 6 Lippen mit je 1 Härchen umgeben. Die Tiere sind hermaphrodit, d. h. sie produzieren in ihren Ovarien vor Beginn der Oogenese eine größere Anzahl von Spermatozoen, die freilich nicht ausreichen, um sämtliche Eier zu befruchten. Infolgedessen befinden sich schließlich unbefruchtete, zerfallende Eier im Uterus. Derartige ältere Weibchen wurden von mir mit Männchen von *Rhabditis leptodera* zusammengebracht. Eine stattgefundene Kopulation hätte sich durch das Wiederauftreten von sich furchenden Eiern bemerkbar machen müssen. Wie schon vorhin gesagt, fand eine solche aber in keinem Falle statt. — Die Art ist, im Unterschied von *Rhabditis leptodera*, ovipar, nur ältere Weibchen werden vivipar. —



Textfig. 4.

Rhabditis anomala. Kopfende des hermaphroditen Weibchens in ventraler Ansicht.

Die Fortpflanzungsweise unserer vier *Rhabditis*-Arten bietet manches Interessante. Am leichtesten zu beobachten sind die Verhältnisse bei *Rhabditis anomala.* Wir haben hier einen weiteren Fall des bei Nematoden schon so häufig beobachteten autogamen protandrischen Hermaphroditismus. Alle hierher gehörigen Arten bestehen nur, oder fast nur, aus Tieren, die den Bau und die Organisation von echten Weibchen besitzen. Sie haben aber die Fähigkeit, periodisch in ihren Ovarien Spermatozoen zu bilden, die die Befruchtung der Eier besorgen. Diese Art von Hermaphroditismus bei Nematoden wurde zuerst von Schneider bei *Rhabditis dolichura*, später auch bei anderen Arten von Bütschli, v. Erlanger, Ziegler, Maupas und Potts beobachtet. Meistens kommen neben den hermaphroditen Weibchen vereinzelte Männchen vor, allerdings nur in sehr geringer Zahl, etwa zwischen 0,1% und 4%. Ich habe keine Männchen bei *Rhabditis anomala* gefunden, halte es aber für sehr wohl möglich, daß sie später noch einmal beobachtet werden.

Die Reifung und Befruchtung der Eier läßt sich gut am lebenden Objekt verfolgen, und es stellte sich heraus, daß dieselben Verhältnisse

wie bei der von Eva Krüger beschriebenen *Rhabditis aberrans* vorliegen. Der in das Ei eindringende Samenkörper dient nur als Entwicklungserreger; die Eier bilden nur einen einzigen Richtungskörper, und der Eikern rückt alsdann in die Mitte des Eies, um sich, ohne mit dem Samenkern zu verschmelzen, in die erste Furchungsspindel umzubilden. Es liegt also Parthenogenese vor, da die Kerne des Embryos nur mütterliches Chromatin enthalten.

Bei den drei anderen Regenwurmnematoden, *Rhabditis pellio*, *Rhabditis pelodera* und *Rhabditis longicauda*, fand ich übereinstimmend auffallende Geschlechtsverhältnisse. Aus den Larven, die ich aus Regenwürmern isolierte und in Zucht nahm, entwickelten sich: 1. normale Männchen, 2. normale, befruchtungsbedürftige Weibchen und 3. Weibchen, mit zwar befruchtungsbedürftigen, aber im übrigen parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern. — Als ich zum ersten Male bei *Rhabditis pellio* im Winter 1916 auf diese Verhältnisse aufmerksam wurde, dachte ich, daß es sich um ein vereinzeltes, selten zu beobachten- Vorkommen handelte. Ich war damals so glücklich, das erste Auftreten eines parthenogenetischen Stammes beobachten zu können. Meine Stammzucht war auf ein Muttertier zurückzuführen, das Männchen und Weibchen in gleicher Zahl hervorbrachte. Nach einiger Zeit konnte ich aus dieser anfänglich homogenen Kultur zwei verschiedene Stämme isolieren, einen normalen bisexuellen und einen »mutierten« nur aus parthenogenetischen Weibchen bestehenden.

Seither habe ich unzählige Male, ich kann wohl sagen fast jedesmal, wenn ich die in der Leibeshöhle oder den gelben Körpern enzystierten, oder die in den Nephridien freilebenden Larven in Uhrschalen zu geschlechtsreifen Tieren heranzog, neben der normalen zweigeschlechtlichen Form, die parthenogenetischen Weibchen gefunden, und zwar bei allen drei hier besprochenen Arten. Leider habe ich aber nie wieder die Entstehung der Mutation aus einem in Zucht befindlichen normalen Stamm beobachten können, trotzdem ich hierauf sorgfältig geachtet habe. Ich versuchte auch erfolglos durch veränderte Temperatur, Ernährungsweise, zwangsweise Enzystierung, normale Stämme in parthenogenetische umzuwandeln.

Zum Schluß noch eine ergänzende Beobachtung zu meiner ersten über das Auftreten einer Mutation von *Rhabditis pellio* veröffentlichten Arbeit. Ich konnte damals die parthenogenetische Entwicklung der Eier zwar experimentell und an fixierten Präparaten zytologisch feststellen, aber den Reifungs- und Teilungsvorgang nicht am lebenden Objekt beobachten, da in vieler Beziehung die Eier von *Rhabditis*

pellio dazu wenig geeignet sind. Erfreulicherweise bietet sich in *Rhabditis longicauda* ein sehr günstiges Objekt, um das Fehlende nachzuholen. Die Würmer sind kleiner, beherbergen nur 2—8 Eier im Uterus, die außerordentlich durchsichtig sind. Trotzdem ist die Verfolgung eines Eies von der Befruchtung bis zur ersten Teilung noch eine ziemliche Geduldsprobe, da die Würmer sehr empfindlich gegen Druck und Sauerstoffmangel sind und manches Ei während der Beobachtung die Entwicklung einstellt. Das Zieglersche Kompressorium mit der Durchströmung hätte mir die Arbeit sicher wesentlich erleichtert, konnte aber nicht benutzt werden, da keine passenden Gummischläuche infolge der durch die Blockade hervorgerufenen Zustände erhältlich waren.

Ich gebe zunächst einige Daten über die Befruchtungsvorgänge von normalen Würmern wieder.

Von dem Eindringen des Spermatozoon in das Ei bis zur Bildung des ersten Richtungsköpers vergehen 50′ bis höchstens 65′. Von Austritt des ersten Richtungskörpers bis zum Sichtbarwerden des weiblichen Vorkerns nach erfolgter Bildung des zweiten Richtungskörpers 35—45 Minuten. Von da an bis zur Spindelbildung $^3/_4$—$1\,^1/_4$ Stunde. Die Wanderung der beiden Vorkerne im Ei kann also sehr verschieden lange dauern. — Bis zur Teilung des Eikörpers vergehen dann noch 15—20 Minuten. Die Gesamtzeit von der Befruchtung bis zur vollendeten Zweiteilung beträgt demnach etwa 3 Stunden bei einer Wassertemperatur von 16° C.

Bei den parthenogenetischen Eiern beobachtete ich folgende Zeiten: Von der Ablösung des Eies vom Uterus bis zur vollendeten Richtungskörperbildung vergehen 1 Stunde 15 Minuten bis höchstens 1 Stunde 35 Minuten. — Vom Sichtbarwerden des Eikerns bis zur Spindelbildung 25—35 Minuten. Bis zur Zweiteilung 15—20 Minuten. Das parthenogenetische Ei von *Rhabditis longicauda* braucht also von der Befruchtung bis zur vollendeten ersten Teilung im Durchschnitt 2 Stunden 15 Minuten, mithin ungefähr $^3/_4$ Stunden weniger als das Ei des normalen, befruchteten Weibchens.

Eva Krüger gibt für *Rhabditis aberrans* etwas kürzere Zeiten an. Sie beobachtete vom Eindringen des Spermas bis zur ersten Richtungskörperbildung nur 40—60 Minuten, von der Vollendung derselben bis zum Sichtbarwerden der Furchungsspindel 15—20 Minuten, bis zur Teilung des Eies 15—25 Minuten, also im ganzen $1\,^1/_2$—$1\,^3/_4$ Stunden, im Gegensatz zu den von mir gefundenen 2 Stunden 15 Minuten. Mag nun die Differenz der beiden Zahlenangaben in den verschiedenen

Objekten oder in verschiedenen Temperaturen während der Beobachtung begründet sein, in einem Punkte stimmen beide Angaben erfreulich überein. Der Zeitraum zwischen der Bildung des Richtungskörpers und der ersten Furchungsspindel ist nur ein sehr kurzer im Vergleich zu der beträchtlichen Zeit, die bei digamen Eiern nach meinen und ZIEGLERS Beobachtungen vom Auftreten des weiblichen Pronukleus bis zu seiner Berührung mit dem männlichen Kern verfließt.

Ich stelle zum Vergleich normaler und parthenogenetischer Eier die mittleren Zahlen meiner Beobachtungen in einer Tabelle zusammen. Es ergibt sich

	Befruchtung bis Bildung des 1. R.-K.	Bis zur Ausstoßung des 2. R.-K.	Bis z. Sichtbarwerden d. Teilungspindel	Bis zur vollendeten Zweiteilung	Gesamtzeit
normale Eier	60′	40′	1 Std.	20′	3 Std.
parthenogenetische Eier	1 Std. 25′		30′	20′	2 Std. 15′

Berlin, im Februar 1920.

Literaturvereichnis.

BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova Acta der K. L. C. Dtsch. Akad. der Naturf. Bd. 36. 1873.

DUJARDIN. Histoire naturelle des Helminthes. Paris 45.

ERLANGER, V., Beobachtungen über die Befruchtungsvorgänge an lebenden Eiern kleiner Nematoden. Biol. Zentralblatt. Bd. 17. 1897.

HERTWIG, PAULA, Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von Rhabditis pellio. Arch. f. mikr. Anat. Festschrift zum 70. Geburtstage von O. HERTWIG. 1920.

JÄGERSKIÖLD, L. A., Nematodes. »Süßwasserfauna Deutschlands«, herausgegeben von Prof. BRAUER. Heft 15. 1909.

JOHNSEN, G., On the Nematodes of the Common Earthworm. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 58. 1913.

KRÜGER, EVA, Fortpflanzung und Keimzellenbildung von Rhabditis aberrans. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 105. 1913.

LANKESTER, E. R. Anatomy of the Earthworm. Part. I und II. Quart. Journ. of Micr. Sci. 1864 und 1865.

LINSTOW, V., Helminthologische Studien. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 48. 1882.

MAUPAS, E., Mue et l'enkystement chez les Nématodes. Arch. de Zool. expérim. et gén. 3. Sér. Vol. 7. 1899.

Maupas, E., Modes et formes de reproduction chez les Nématodes. Arch. de Zool. exéprim. et gén. 3. Sér. Vol. 8. 1900.

Örley, L., Die Rhabditiden und ihre medizinische Bedeutung. Berlin. 1886.

Potts, F. A., Notes on the Free-living Nematodes. Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. 55. 1910.

Schneider, Anton, Monographie der Nematoden. Berlin. 1866.

Shipley, A. E., On the Nematodes parasitic in the Earthworm. Arch. de Parasit. Tom. 6. Paris. 1902.

Ziegler, H. E., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.





Fig. 1
Fig. 5
Fig. 2.
Fig. 3
Fig. 4.
Fig. 6
amp
termstr
trichze







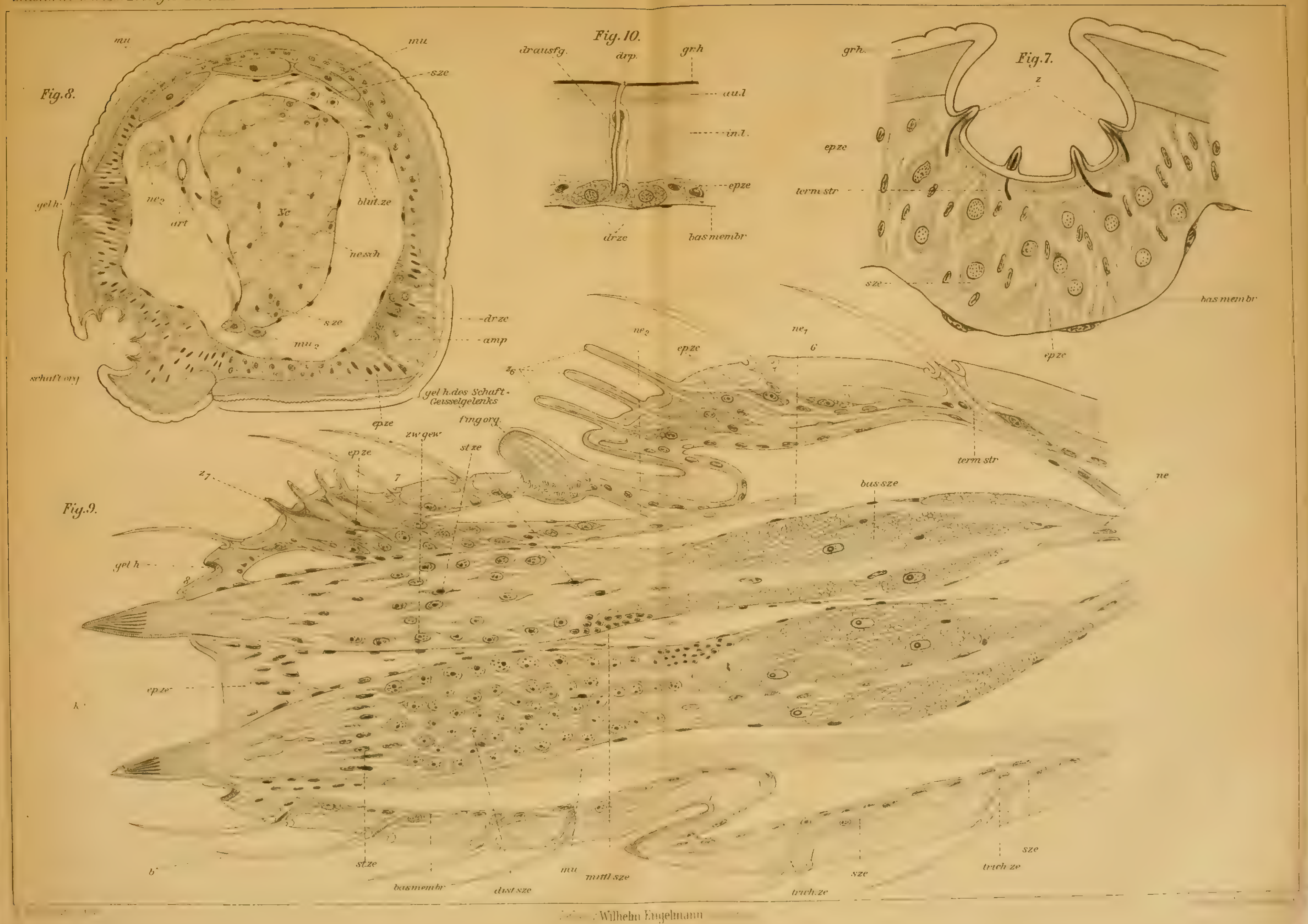
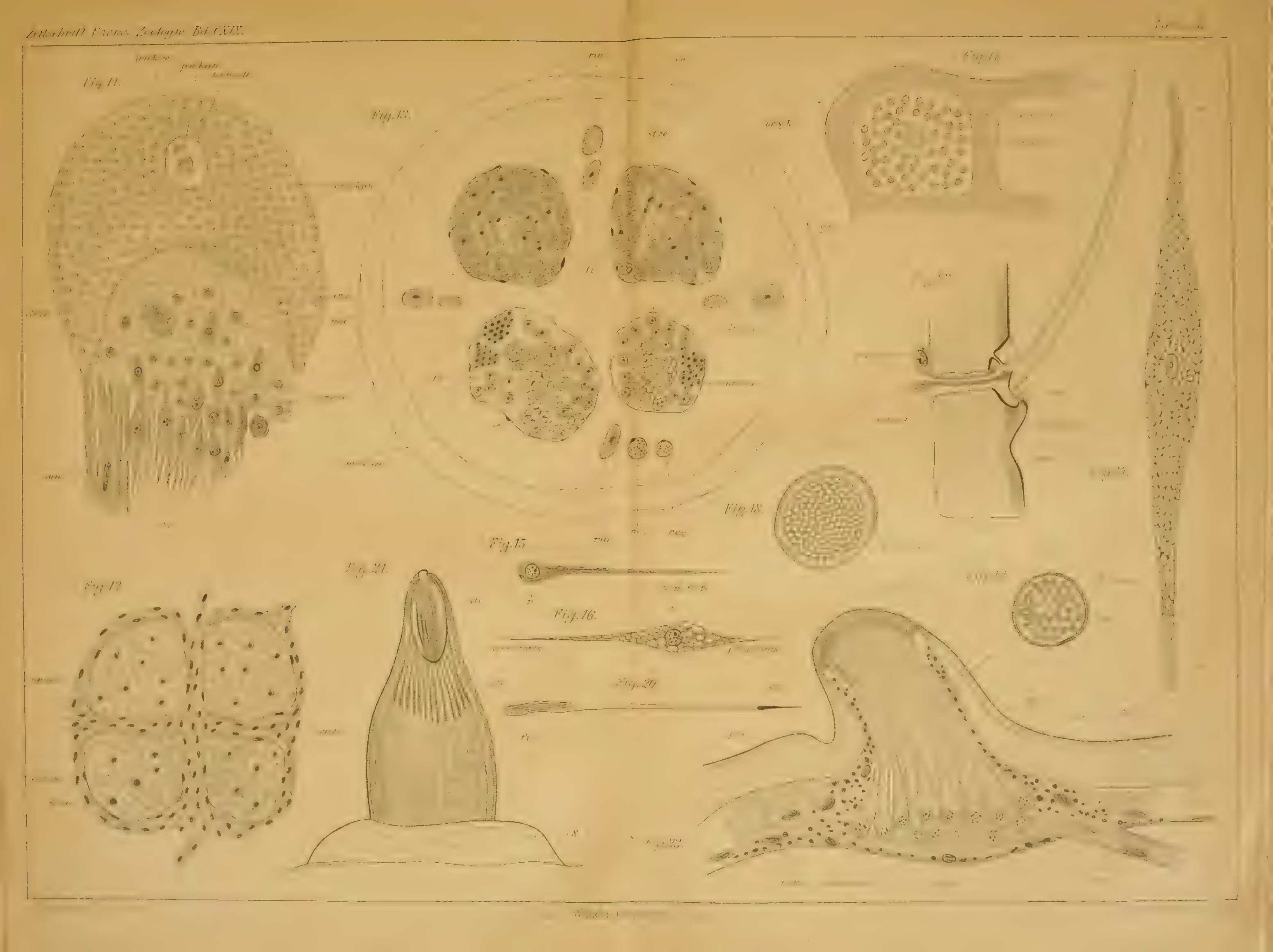


Fig. 8.
mu
sze
gel h
ne₂
art
Xc
blut.ze
nesch
drze
amp
mu₂
schaft org
gel h. des Schaft-Geisselgelenks
epze
Fig. 10.
drausfg.
drp.
grh
au.l
in.l.
epze
drze
bas membr
Fig. 7.
grh.
z
epze
term str
sze
bas membr
ne₂
ne₁
6
z₆
fing org.
zw gew
st ze
z₇
7
term str
bas sze
ne
Fig. 9.
gel h
8
epze
stze
basmembr
dist sze
mu
mittl sze
trich ze
sze
Wilhelm Engelmann

















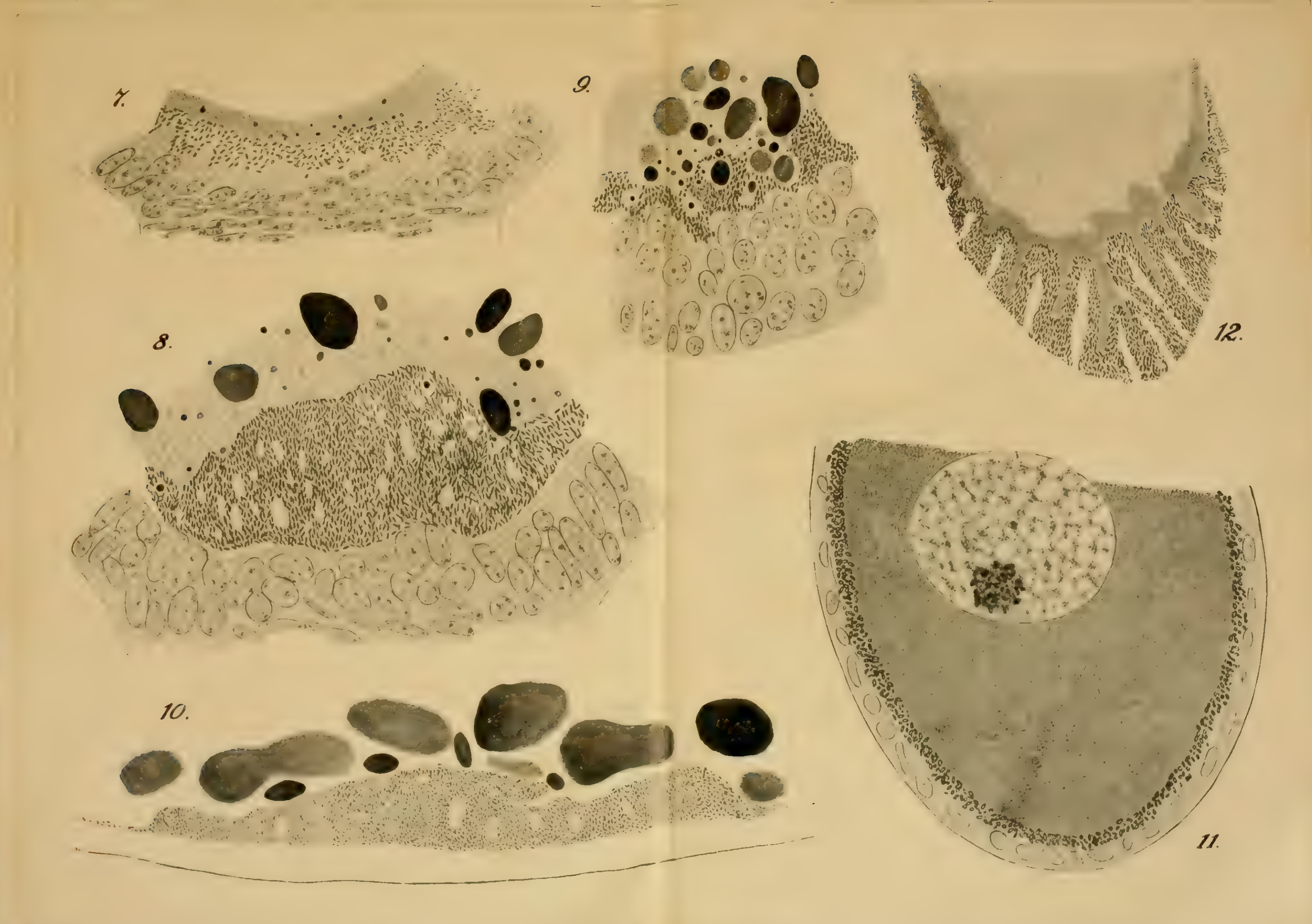
Fraenkel.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.







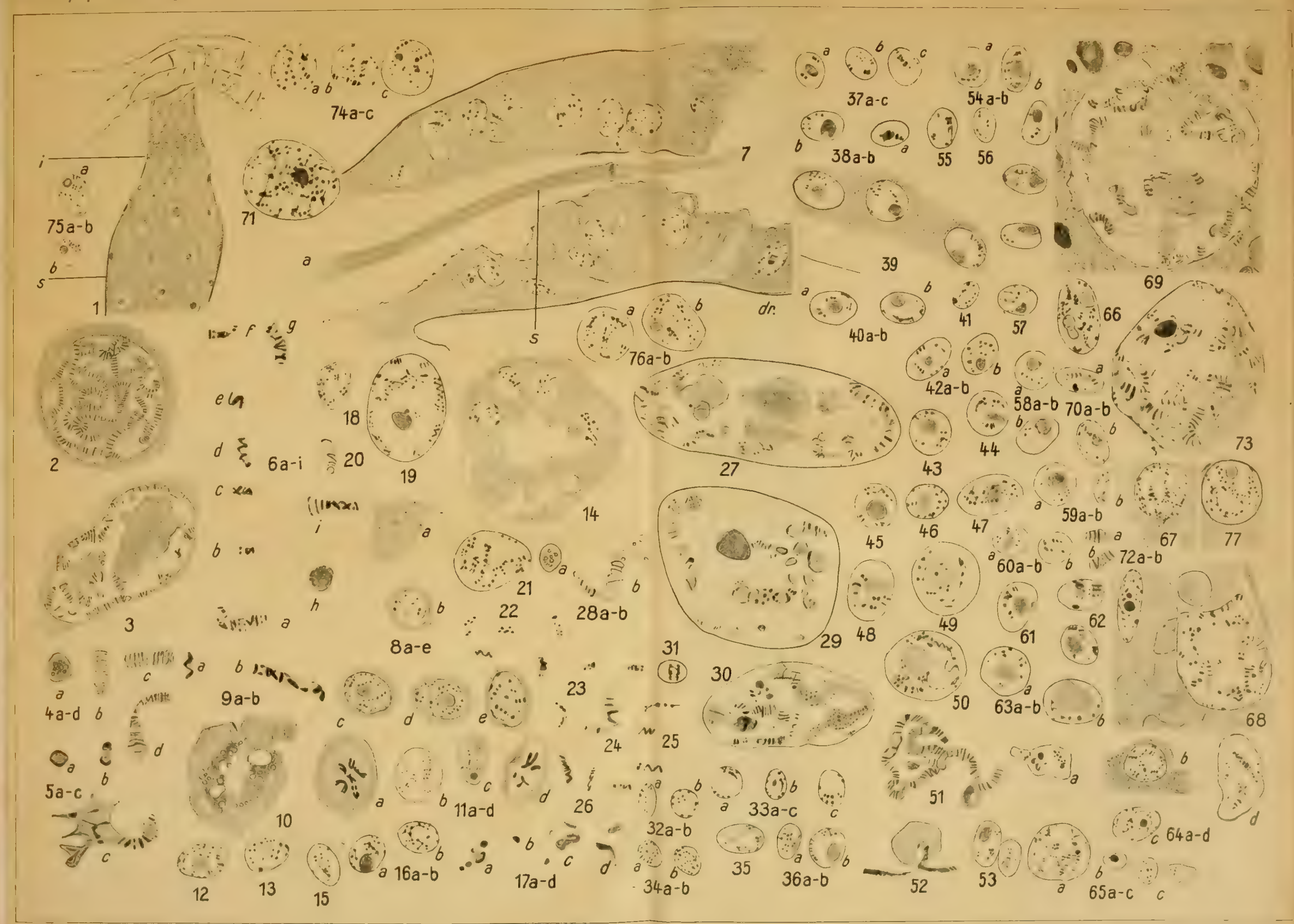


Fraenkel
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.







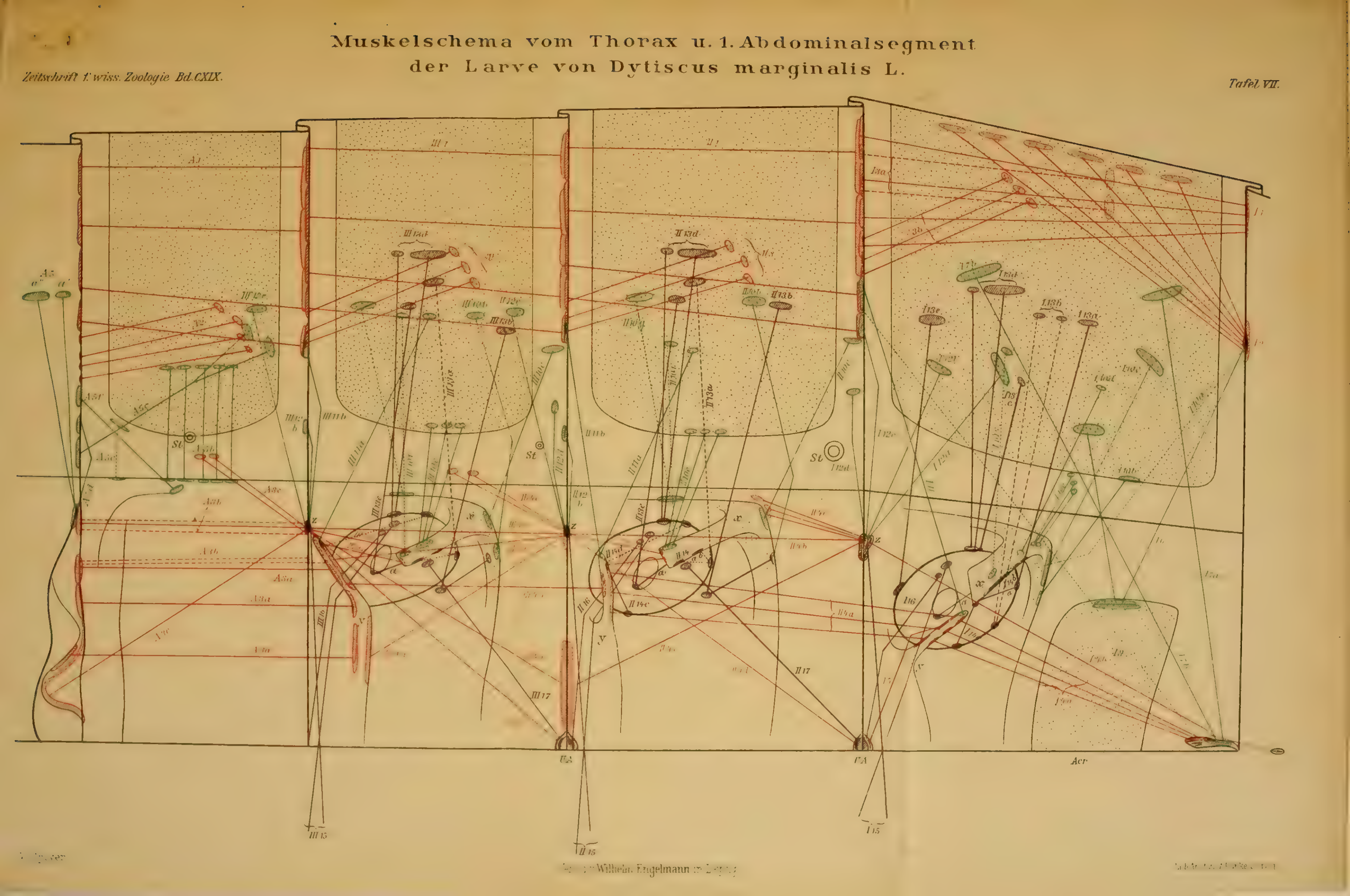


Tänzer.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Muskelschema vom Thorax u. 1. Abdominalsegment der Larve von Dytiscus marginalis L.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig





